SÉRIE A, N° 3868
N° D'ORDRE : 4719

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel FÉRON

PREMIÈRE THÈSE

LE COMPORTEMENT DE REPRODUCTION CHEZ LA MOUCHE MÉDITERRANÉENNE DES FRUITS

Ceratitis capitata WIED. *(Dipt. Trypetidae)*

COMPORTEMENT SEXUEL — COMPORTEMENT DE PONTE

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 9 mai 1962 devant la Commission d'examen

MM. GRASSÉ..... *Président*
POSSOMPES..... } *Examinateurs*
BERGERARD..... }

PARIS

LIBRAIRIE LE FRANÇOIS, 91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
1962

SÉRIE A, Nº 3868
Nº D'ORDRE : 4719

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel FÉRON

PREMIÈRE THÈSE

LE COMPORTEMENT DE REPRODUCTION CHEZ LA MOUCHE MÉDITERRANÉENNE DES FRUITS

Ceratitis capitata WIED. *(Dipt. Trypetidae)*

COMPORTEMENT SEXUEL — COMPORTEMENT DE PONTE

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 9 mai 1962 devant la Commission d'examen

MM. **GRASSÉ**..... *Président*
POSSOMPES..... } *Examinateurs*
BERGERARD..... }

PARIS

LIBRAIRIE LE FRANÇOIS, 91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
1962

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen . . . . . M. ZAMANSKY

PROFESSEURS

G. JULIA ..... T Analyse sup. et Algèbre sup.
DE BROGLIE ..... T Théories physiques.
PRENANT ..... T Anatomie et Histologie comparées.
PÉRÈS ..... T Mécanique des fluides et applications.
GRASSÉ ..... T Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST ..... T Chimie organique.
CHAUDRON ..... T Chimie appliquée.
WYART ..... T Minéralogie et Cristallographie.
TEISSIER ..... T Zoologie.
MANGENOT ..... T Biologie végétale (Orsay).
AUGER ..... T Physique quantique et Relativité.
MONNIER ..... T Physiologie générale.
PIVETEAU ..... T Paléontologie.
ROCARD ..... T Physique (E.N.S.).
CARTAN ..... T Mathématiques (E.N.S.).
LAFFITTE ..... T Chimie générale.
FAVARD ..... T Géométrie supérieure.
COULOMB ..... T Physique du Globe.
M^lle COUSIN ..... T Biologie animale (S.P.C.N.).
CHRÉTIEN ..... T Chimie minérale.
DRACH ..... T Zoologie.
KASTLER ..... T Physique (E.N.S.).
EPHRUSSI ..... T Génétique.
RIVIÈRE ..... T Géologie (S.P.C.N.) et sédim.
GAUTHERET ..... T Biologie végétale (P.C.B.).
LUCAS R. ..... T Recherches physiques.
THOMAS A. ..... T Biologie cellulaire.
ARNULF ..... T Optique appliquée.
MORAND ..... T Physique Enseignement.
SOLEILLET ..... T Physique (P.C.B.)
FORTIER ..... T Mécanique expérimentale des fluides.
DANJON ..... T Astronomie.
PETIT ..... T Biologie maritime
QUENEY ..... T Météorologie et dynamique atmosphér.
GALLIEN ..... T Embryologie.
EICHHORN ..... T Botanique.
DE CUGNAC ..... T Biologie végétale (S.P.C.N.).
Mlle CAUCHOIS ..... T Chimie physique.
THELLIER ..... T Physique du Globe.
L'HÉRITIER ..... T Biologie générale (Orsay).
GRIVET ..... T Radioélectricité (Orsay).
PONCIN ..... T Mècanique générale.
DUBREIL ..... T Arithmétique et Théorie des nombres.
QUELET ..... T Chimie organique.
CAGNIARD ..... T Géophysique appliquée.
CHAMPETIER ..... T Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER ..... T Micropaléontologie.
JUNG ..... T Pétrographie.
TRILLAT ..... T Microscopie et diffraction électronique
WIEMANN ..... T Chimie organique et structurale.
JACQUINOT ..... T Spectroscopie (Orsay).
VASSY ..... T Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES ..... T Théories physiques.
AMIEL ..... T Chimie générale.
HOCART ..... T Minéralogie et cristallographie.
J.P. MATHIEU ..... T Physique (Optique).
COUTEAUX ..... T Biologie animale (P.C.B.).
MAY ..... T Zoologie (Orsay).
CHOQUET ..... T Théorie des fonctions et Topologie.
FELDMANN ..... T Biologie végétale marine.
GUINIER ..... T Physique des solides (Orsay).
JOST ..... T Physiologie comparée.
FORTET ..... T Calcul probabil. et phys. mathém.
SCHWARTZ ..... T Calcul différentiel et intégral.
CHOUARD ..... T Physiologie végétale.
MALAVARD ..... T Aviation (technique aéronautique).
BRELOT ..... T Calcul différentiel et intégral.
NORMANT ..... T Synthèse organique générale.
BENARD ..... T Chimie minérale.
BUVAT ..... T Botanique (E.N.S.).
DUGUE ..... T Statistiques mathématiques
SOULAIRAC ..... T Psychophysiologie.
ULRICH ..... T Physiologie végétale.
MARÉCHAL ..... T Optique théorique et appliquée.
KIRRMANN ..... T Théories chimiques.
CHADEFAUD ..... T Botanique.
M^lle LE BRETON .. T Physiologie de la nutrition.
SALEM ..... T Mathématiques générales.
LELONG ..... T Applic. de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS ..... T Anatomie et Histologie comparées.
EHRESMANN ..... T Topologie algébrique.
FRANÇON ..... T Physique (S.P.C.N.).
GLANGEAUD ..... T Géogr. physique et Géol. dynamique.
GODEMENT ..... T Mathématiques (M.P.C.).
PISOT ..... T Techn. mathém. de la Phys.
ROCH ..... T Géologie.
SCHATZMAN ..... T Astrophysique.
TERMIER ..... T Paléontologie stratigraphique.
ZAMANSKY ..... T Mathématiques générales.
LENNUIER ..... T Physique (M.G.P.).
RIZET ..... T Génétique (Orsay).
ROUTHIER ..... T Géologie appliquée.
M^me TONNELAT ... T Physique théorique
DIXMIER ..... T Mathématiques (M.P.C.).
SOUCHAY ..... T Chimie générale.
AIGRAIN ..... T Électrotechnique générale.
BRUSSET ..... T Chimie systématique.
M. LÉVY ..... T Physique thé. des hautes énergies (Orsay)
Mme CHAIX ..... T Chimie biologique.
Mme HUREL-PY .... T Biologie végétale (P.C.B).
PIAUX ..... T Chimie (M.P.C.).
BRUN ..... T Mécanique théorique des fluides.
LEDERER ..... T Chimie biologique.
Mme DUBREIL ..... T Mathématiques (agrégation).
Mme LELONG ..... T Mathématiques (E.N.S.).
BELLAIR ..... T Géologie (S.P.C.N.).
COTTE ..... T Physique électricité.
DUBOIS (J.E.) ..... T Chimie organique.

LAMOTTE..... T Zoologie (E.N.S.).
MICHEL (André) .. T Chimie minérale (Orsay).
OLMER..... T Énergétique générale.
ROUAULT ..... T Électricité (Orsay).
GAUTHIER ..... T Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ ..... T Chimie physique.
BROSSEL..... T Physique atomique.
BUSER ..... Biologie comparée.
CAMUS ..... Biologie végétale (B.M.P.V.).
CASTAING ..... T Physique (Orsay).
CURIEN..... T Minéralogie et Cristallographie.
MOYSE..... T Physiologie végétale (Orsay).
NOIROT ..... Évolution des êtres organisés.
PANNETIER ..... T Chimie générale (Orsay).
POSSOMPES ..... T Zoologie.
PULLMANN ..... T Chimie théorique.
TEILLAC ..... T Physique nucléaire et Radioactivité.
TONNELAT ..... T Biologie physico-chimique.
VILLE ..... T Économétrie.
WILLEMART..... Chimie (P.C.B.)
DODE ..... T Chimie (Orsay).
FREYMANN ..... T Recherches physiques.
GUINOCHET..... T Biologie végétale (S.P.C.N.-Orsay).
ROLLET..... T Chimie (P.C.B.).
Mlle JOSIEN..... T Chimie (S.P.C.N.).
CHEVALLEY ..... T Géométrie algébr. et théorie des groupes.
ARNOULT..... T Électronique (Orsay).
CHAPELLE..... T Physique (Orsay).
DELANCE ..... T Mathématiques (Orsay).
DENY..... T Mathématiques générales (Orsay).
GERMAIN..... T Mécanique théorique des fluides.
LUCAS (G.) ..... T Géologie.
ALLARD ..... T Chimie physique.
BERTHELOT..... T Phys. fondament. Htes Énergies (Orsay).
BRICARD ..... T Météorologie et phys. de l'atmosph.
Mme ALBE-FESSARD. Psychophysiologie.
FRIEDEL..... Physique des solides (Orsay).
M. JULIA..... Études des molécul. natur. compl.
LENDER ..... Biologie animale (S.P.C.N.) Orsay.
MAGAT ..... Physico-chimie des radio-éléments.
Mlle QUINTIN..... T Électrochimie.
MONOD ..... T Chimie du métabolisme.
BENOIT ..... T Physiologie animale (Orsay).
DE POSSEL..... T Analyse numérique.
CHARLOT ..... T Chimie analytique.
HAISSINSKY ..... T Radiochimie.
LEMÉE ..... T Physiologie végétale, B.M.P.V. (Orsay).
GUÉRIN ..... T Chimie M.P.C. (Orsay).
CHATELET (M.).... Chimie (P.C.B.).

JEAN ..... T Physique nucléaire (Orsay).
MATTLER..... T Physique, S.P.C.N. (Orsay).
MICHEL (Louis) ... T Physique théor. hautes énergies (Orsay).
BERGERARD..... Zoologie (Orsay).
BERTEIN ..... Électronique (Orsay).
BOUISSIÈRES ..... Chimie des radioéléments (Orsay).
Mme COUTURE .... Thermodynamique et mécanique phys.
ELLENBERGER..... Géologie appliquée sur le terrain.
FRANC ..... Biologie animale (P.C.B.).
SCHNELL ..... Botanique tropicale (Orsay).
STOLKOWSKI ..... Physiologie générale.
ACHER ..... Chimie biologique (Orsay).
BAUDOIN ..... Biologie animale (P.C.B.).
BEAUMONT ..... Biologie animale (S.P.C.N.).
BLAMONT ..... Géophysique ionosphère.
BOURREAU ..... Botanique.
CURIE (D.) ..... Physique (M.G.P.).
DURAND-DELCA.... Géologie.
FREON..... T Chimie organique (Orsay).
HELLER..... Physiologie végétale.
TORTRAT ..... Calcul des probabilités.
CAILLEUX ..... Géologie (S.P.C.N.).
MAGNAN ..... T Physique (S.P.C.N.).
DAUDEL ..... T Mécanique ondulatoire appliquée à la chimie théorique et à la Phys. nucl.
Mlle FOURCROY ... Biologie végétale (S.P.C.N.).
Mme CHOQUET-BRUHAT ..... T Mécanique analytique et mécanique céleste.
Mlle VEIL..... Physiologie générale.
LWOFF..... T Microbiologie.
SIESTRUNCK ..... T Mécanique physique et expérimentale.
LACOMBE..... T Métallurgie des métaux nucléaires.
BROCHARD ..... T Physique P. C.B (Orsay).
CABANNES ..... T Mécanique générale.
LESIEUR ..... T Mathématiques M.P.C. (Orsay).
MAZET ..... T Mécanique générale (Orsay).
CAIRE ..... Géogr. phys. et Géol. dynam.
COMOLET ..... Mécanique des fluides.
CORABOEUF ..... Physiologie animale.
DELLOUE ..... Physique de l'oxosphère.
GORENFLOT..... Botanique II (Orsay).
HOUILLON..... Biologie animale (P.C.B.).
JULLIEN (J.)..... Chimie (P.C.B.).
MALGRANGE..... Techn. math. de la phys.
OLIVIER ..... Anthropologie.
NOZERAN ..... T Botanique II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE ... Physique E.N.S. (Orsay).

Secrétaire général..... R. POULLAIN

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 5
INTRODUCTION 7
LE MATÉRIEL DE TRAVAIL 9
A. *L'insecte* 9
B. *L'élevage permanent de* C. capitata 12
1. Élevage sur bananes 12
2. Élevage sur milieu artificiel 12
C. *Les conditions expérimentales générales — Cages d'expérience* 13

PREMIÈRE PARTIE

Le comportement sexuel de *C. capitata*

CHAPITRE I. — LE COMPORTEMENT SEXUEL CHEZ LES INSECTES 15
A. *Généralités* 15
B. *Le comportement sexuel chez les Diptères* 17
1. Travaux sur les Drosophiles 18
2. Observations et travaux sur les *Trypetidae* 19
a) Observations éthologiques diverses, p. 19; *b*) Études sur *Strumeta tryoni* — L'appel sonore du mâle, p. 20; *c*) Problème des attractifs sexuels, p. 21.
CHAPITRE II. — LE COMPORTEMENT SEXUEL DE *C. capitata* 24
A. *Les données bibliographiques* 24
B. *Description préliminaire —Séquence d'ensemble* 25
1. Au laboratoire 25
2. Dans la nature 29
C. *La motivation : les manifestations externes de la maturité sexuelle* 29
1. Rythme de ponte d'une population 29
a) Femelles seules depuis l'éclosion, p. 31; *b*) Femelles isolées après accouplement, p. 31; *c*) Femelles et mâles éclos en même temps, p. 31; *d*) Femelles immatures et vierges — mâles mûrs, p. 32; *e*) Femelles mûres — mâles immatures, p. 33; *f*) Femelles mûres — mâles mûrs, p. 34.
2. Évolution de l'activité sexuelle d'une population homogène 34
3. Influence des conditions ambiantes 35
a) Intensité lumineuse, p. 35; *b*) Couleurs, p. 35; *c*) Excitants chimiques, p. 36.
D. *Analyse du comportement : les séquences fondamentales* 36
1. Attitudes du mâle sexuellement inactif 37
2. État I du mâle — L'appel odorant 37
3. La femelle répond à l'appel odorant du mâle 38
a) Des mâles en état I sont attractifs pour des femelles vierges et mûres, p. 38; *b*) Des mâles en état I ne sont pas attractifs pour des femelles fécondées, p. 41; *c*) Des femelles mûres et vierges ne sont pas attractives pour des mâles, p. 42; *d*) L'air d'une cage contenant des mâles en état I est attractif pour des femelles vierges, p. 42.
4. Le mâle répond à l'arrivée de la femelle — État II du mâle — vibration d'ailes. 43
a) Réaction à d'autres insectes, p. 44; *b*) Action de cadavres de *C. capitata*, p. 44; *c*) Action de leurres, p. 46; *d*) Sensibilité optique du mâle en état II, p. 46.

5. La femelle répond a l'impulsion du mâle 47
a) La femelle s'oriente vers le mâle, p. 47; *b*) La femelle se dirige vers le mâle, p. 48; *c*) Nature du signal en jeu, p. 48; *d*) Comportements atypiques, p. 49.
6. Dernière séquence — État III du mâle et assaut 50

CHAPITRE III. — COMPORTEMENTS ABERRANTS 51
A. *Action de déclencheurs chimiques* 52
1. Les produits actifs 52
2. Action de l'essence d'angélique 53
a) Sur les mâles, p. 53; *b*) Sur les femelles, p. 58.
3. Odeur sexuelle mâle 63
B. *Action de déclencheurs physiques* 63
1. Rayonnement 63
2. Couleur 64
C. *Interactions de mâles et de femelles* 64
1. Mâles mûrs — Femelles immatures 64
2. Mâles immatures — Femelles mûres et vierges 65
3. Mâles mûrs — Femelles mûres et vierges 66
4. Mâles entre eux 67

CHAPITRE IV. — ESSAI D'INTERPRÉTATION. — DISCUSSION 69
A. *Maturité sexuelle de comportement* 70
B. *Bipotentialité de comportement mâle et femelle* 71
C. *Facteurs de réussite de l'accouplement* 72
D. *La piqûre de ponte, action de substitution* 73
E. *Action de substances odorantes* 74
1. Odeur sexuelle mâle 74
2. Signaux olfactifs artificiels 74
F. *Conclusions* 76
1. Chez *C. capitata* 76
2. Chez les *Trypetidae* 77

DEUXIÈME PARTIE

Le comportement de ponte de *C. capitata*

CHAPITRE I. — GÉNÉRALITÉS 79

CHAPITRE II. — ANALYSE DU COMPORTEMENT AU LABORATOIRE 81
A. *Les données bibliographiques* 81
B. *Description préliminaire — Séquence d'ensemble* 82
C. *La motivation* 85
1. Des femelles immatures peuvent manifester le comportement de ponte 85
2. Le comportement de ponte ne s'établit que progressivement dans sa perfection 86
3. Des femelles à ovaires régressés peuvent manifester le comportement de ponte. 86
D. *Le vol orienté vers le fruit* 87
1. Le signal olfactif 87
a) Ablations d'antennes, p. 87; *b*) Suppression du signal, p. 88.
2. Le signal optique 88
a) Technique des expériences, p. 89; *b*) Résultats, p. 90.
E. *Le choix de l'emplacement de ponte* 92
1. Stimulus extérieur au fruit : l'éclairement 92
a) Réaction de *C. capitata* à la lumière, p. 93; *b*) Influence de l'éclairement sur le comportement de ponte, p. 95.
2. Signaux propres au fruit 97
a) Texture de la surface, p. 97; *b*) Forme du fruit, p. 98; *c*) Dimensions du fruit, p. 100; *d*) Couleur du fruit, p. 100;
3. Influence de perforations déjà existantes 101
a) Comportement particulier, p. 101; *b*) Les signaux en jeu, p. 102.
F. *Le dépôt des œufs* 104
G. *Le comportement après la ponte* 105
1. Le retournement. — La succion. — Le problème des piqûres de nutrition... 105
2. La danse 107
H. *Les phénomènes d'agressivité* 108

CHAPITRE III. — ESSAI DE SYNTHÈSE 110
A. *La motivation* 110
B. *Les stimulus* 111
C. *Les signaux* 111
1. Le vol vers le fruit 112
2. Le choix de l'emplacement de ponte 113
D. *Les actes complémentaires* 114

ESSAI DE SYNTHÈSE GÉNÉRALE 114

CONCLUSIONS. — L'INSTINCT DE REPRODUCTION 119

AVANT-PROPOS

Le développement parfois catastrophique pour les cultures fruitières de *C. capitata* nous a conduit, dans le cadre de l'Institut national de la Recherche agronomique, et à l'instigation de notre directeur M. Trouvelot, à entreprendre à partir de 1949 des recherches sur cet insecte.

Il nous est apparu rapidement que *C. capitata* devrait constituer un de ces insectes de laboratoire sur lesquels les recherches les plus diverses pourraient être poursuivies. Ce matériau intéressant pourrait relayer, ou compléter les travaux poursuivis jusqu'à présent essentiellement, comme le souligne Chauvin (1956), sur trois Diptères, *Drosophila*, *Lucilia*, et *Calliphora*. L'élevage sur un milieu artificiel en est en effet devenu facile (notre laboratoire peut produire, pour des besoins de lutte biologique, jusqu'à 20 000 mouches par jour avec le travail d'un technicien et d'un ouvrier); il suffit de prendre les précautions nécessaires pour que cet insecte, qui trouve en France des conditions généralement défavorables à sa survie hivernale (Féron et *coll.*, 1959), ne s'échappe pas, ce qui demande seulement un peu de soin et de discipline.

L'élevage possible sur milieu synthétique (Grison et *coll.*, 1950; Maeda et *coll.*, 1952) ouvre un champ considérable aux recherches sur la physiologie de la nutrition larvaire. Les problèmes de comportement sur les larves ou les adultes pourraient être très détaillés; l'adulte notamment, grâce à sa vivacité relativement réduite, et aux particularités de ses réactions, constitue un sujet très favorable. L'étude de la nutrition chez l'adulte pourrait aussi donner lieu à bien des développements. Et l'œuf, qui se manipule si facilement puisqu'il éclot parfaitement dans l'eau (Sacantanis, 1951), pourrait être, avec la larve du premier stade, l'objet de recherches nombreuses. Les chercheurs américains ont d'ailleurs entrepris déjà des recherches assez poussées, surtout dans le domaine de la nutrition, lorsque l'apparition aux Hawaï de *Dacus dorsalis* en 1946 relança les études sur les *Trypetidae* (travaux de Hagen, Finney et *coll.*).

Il est probable que *C. capitata* représente un type d'insecte assez peu évolué, comme le montrent sa polyphagie (environ 200 espèces de fruits attaqués, depuis le raisin et les baies de café jusqu'aux pamplemousses et aux guaves) et l'étendue de son aire de répartition géogra-

phique (des régions tropicales aux régions tempérées à climat méditerranéen), ce qui explique peut-être que l'on y retrouve des phénomènes probablement fondamentaux, telle la bipotentialité de comportement mâle et femelle que nous mettons en évidence. Par contre, c'est un matériau qui paraît, en première approximation, très stable du point de vue génétique.

La mise au point récente de méthodes d'élevage faciles à pratiquer va peut-être permettre tous ces développements. Ils seraient certainement très bénéfiques non seulement dans le domaine de la connaissance scientifique, mais aussi pour une meilleure efficacité des moyens à mettre en œuvre dans la lutte contre un des insectes qui coûtent le plus cher à l'agriculture mondiale.

Les travaux que nous présentons paraîtront probablement d'ici quelques temps comme très sommaires. Ils représentent un premier éclaircissage de quelques problèmes qui mériteraient des développements plus systématiques et plus rigoureux. Nous savons qu'à bien des observations que nous rapportons, il aurait suffit apparemment d'une petite expérience complémentaire pour pouvoir apporter des conclusions plus fondamentales et plus sûres. Mais les éthologistes savent qu'en matière de comportement, une petite expérience complémentaire demande le plus souvent un temps considérable, risquant d'apporter plus de surprises nouvelles que de certitudes.

Nous remercions M. le professeur P. P. Grassé d'avoir bien voulu prendre de l'intérêt à notre travail et accepter de l'examiner comme thèse de doctorat. Et si notre travail a pris cette forme, c'est bien grâce à l'enthousiasme dynamique et à l'opiniâtreté à notre égard de notre aîné M. P. Grison, qu'il le doit. C'est lui qui nous a orienté dans ces recherches de comportement, et qui a su nous guider et nous aider à surmonter bien des incertitudes et des découragements. Nous l'en remercions très vivement, et à travers lui tous nos collègues, scientifiques et techniciens, de l'Institut national de la Recherche agronomique qui nous ont montré de l'intérêt et secondé. Parmi d'autres tâches, nous avons, souvent grâce à eux, réussi à consacrer beaucoup de temps à l'étude de *C. capitata*.

Buffon, qui ne paraissait pas porter grand intérêt au monde des insectes, a écrit dans son « Discours sur la Nature de l'Homme et des Animaux » qu'*une mouche ne doit pas tenir dans la tête d'un naturaliste plus de place qu'elle n'en tient dans la nature.*

Et pourtant...

INTRODUCTION

La fonction fondamentale de la vie est la reproduction. Un organisme considéré dans son ensemble ne peut pas ne pas se reproduire. C'est pourquoi les phénomènes de reproduction constituent un thème classique d'étude pour les biologistes. Ils devaient tout naturellement attirer notre attention dans l'étude d'un insecte particulier comme *C. capitata.*

Les phénomènes de reproduction peuvent être étudiés sous l'angle de la physiologie interne des organes génitaux. Ils peuvent aussi être étudiés sous l'angle des actions externes aboutissant à ces deux phénomènes essentiels que sont la réunion des gamètes, ou fécondation, puis le dépôt de l'œuf fécondé. Ces actions externes sont des manifestations de comportement des individus des deux sexes, pris ensemble ou séparément; il y a une psychophysiologie de la reproduction, et il est significatif de voir que dans un colloque comme celui sur l'Instinct (Fondation Singer-Polignac, Paris, 1954), un grand nombre de communications et d'exemples cités se rapportaient à l'instinct reproducteur (instinct sexuel et maternel). Plus récemment encore L. Bounoure a pu, sous le titre « *L'Instinct sexuel, étude de psychologie animale* » (1956) publier une intéressante synthèse des connaissances acquises depuis relativement peu d'années dans ce domaine.

Abordant donc l'étude d'un instinct, nous avions le choix entre deux démarches, l'une synthétique, l'autre analytique.

Un exemple de démarche synthétique nous est fourni par l'étude de Grison sur « *Les facteurs du comportement chez l'imago du Doryphore* » (1957). L'auteur précise tout d'abord les réactions de l'Insecte placé dans des situations expérimentales particulières; il utilise pour ce faire les méthodes et la terminologie des éthologistes classiques, codifiées fondamentalement par Kuhn (1929) puis par Fraenkel et Gunn (1940), l'analyse des phénomènes observés le conduisant à certaines études de psychologie sensorielle. Après quoi Grison cherche à réintégrer les réactions élémentaires dans le comportement naturel de l'insecte étudié; rappelant le schéma que donne Thorpe (1949) d'un comportement instinctif, il situe ces réactions élémentaires au niveau du comportement appétitif, le comportement global lui apparaissant comme une chaîne d'éléments simples justiciables d'une étude expérimentale précise.

La démarche analytique, que nous avons préférée, est celle qui a été plus particulièrement développée depuis une vingtaine d'années par l'école dite objectiviste, sous l'impulsion de LORENZ et TINBERGEN. Partant d'une observation très minutieuse du comportement naturel, telle que la poursuivait il y a longtemps déjà J. H. FABRE, mais dépouillée d'un contexte finaliste et spiritualiste gênant, les objectivistes ont schématisé de façon extrêmement féconde le comportement instinctif en dégageant certains concepts fondamentaux. Ces concepts s'expriment par des mots ou des expressions, et, comme il arrive souvent, ne se trouvent pas aisément traduisibles en français, c'est pourquoi nous pensons utile de les rappeler brièvement en indiquant les termes que nous utiliserons de préférence, lorsque cela nous paraîtra utile pour une meilleure compréhension des mécanismes en jeu.

La *motivation* est l'impulsion interne qui met l'organisme en état d'alerte, prêt à faire jouer le *mécanisme inné de déclenchement*. Ce mécanisme entrera en jeu en déclenchant une réaction perceptive ou *comportement appétitif* sous l'action d'un *signal* (nous utiliserons le mot signal, ou *déclencheur*, de préférence aux expressions équivalentes d'évocateur, de stimulus-signal selon TINBERGEN, ou de stimulus-significatif selon GRASSÉ). La motivation trouve sa décharge dans l'*acte consommatoire* (1) ou, s'il y a blocage de la décharge nerveuse par la voie normale, dans une *action de substitution*. Nous ne reviendrons pas dans le cours de nos développements, sur la notion de « *Gestalt* » étant entendu que nous ne séparons pas le signal de son environnement, le signal lui-même étant généralement constitué d'un ensemble de signaux plus simples. Nous emploierons peu le terme même de *stimulus*, et plutôt dans le sens d'agent stimulant, agissant pour accroître le degré de motivation, le poussant parfois jusqu'à la libération de l'acte primaire d'un comportement (l'appel sexuel par exemple); ou encore dans le sens de stimulus-agent, intervenant dans les tropismes opposés aux instincts, suivant les définitions données par VIAUD (1954).

Il est peut-être utile de signaler que l'ordre chronologique de nos travaux a été l'inverse de l'ordre de présentation. C'est à l'étude du comportement de ponte que nous nous sommes attaché tout d'abord, sans soupçonner alors l'intérêt que devait nous réserver par la suite l'étude du comportement sexuel; il était logique cependant de placer l'étude de ce dernier en première partie d'une étude générale sur le comportement de reproduction.

(1) VIAUD emploie ce néologisme, grammaticalement correct.

LE MATÉRIEL DE TRAVAIL

A. — L'insecte

Ceratitis capitata WIED. est un Diptère de la famille des *Trypetidae* (que les entomologistes américains ont rebaptisée *Tephritidae* depuis une quinzaine d'années). Le genre ne comprend qu'une autre espèce, *C. catoiri* GUER. n'existant que dans l'île Maurice (BALACHOWSKY, 1950).

L'adulte, qui mesure 5 à 6 mm est caractérisé par son thorax noir luisant à bandes de pruinosité argentée ou grise, son abdomen élargi à bandes transversales alternées grises et rousses, ses ailes à larges bandes jaunes serties de brun avec dessin de points et traits noirs à la racine. La position des ailes, tenues le plus souvent écartées perpendiculairement au corps, et tordues de telle sorte que le bord postérieur touche presque le substrat, est très caractéristique.

PRINCIPAUX CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES.

Le caractère le plus apparent qui permette de distinguer facilement le mâle de la femelle, est l'existence chez cette dernière d'une gaine brun foncé de forme tronquée, qui est constituée par le septième segment et dans laquelle se rentre complètement l'oviscapte (fig. 1). Chez le mâle ce septième segment partiellement caché par le sixième, forme le forceps, et porte l'anus et l'ampoule anale gonflable dont nous reparlerons.

Les caractères sexuels secondaires sont apparents chez le mâle. Le plus frappant est l'existence de deux soies orbitales noires aplaties en lamelle à l'apex (elles sont caractéristiques du genre, mais blanches chez *C. catoiri*). HENDEL (1927) signale que la cellule anale de l'aile est plus fortement développée chez le mâle, mais ce caractère ne nous paraît pas très évident, et il n'est pas repris par COSTANTINO (1930) ni par SÉGUY (1934).

Les fémurs des pattes antérieures portent une forte pilosité à poils longs de teinte rousse; cette pilosité est très réduite chez la femelle dont les fémurs portent à leur partie inférieure quelques longs poils noirs. Enfin l'abdomen du mâle porte des marques particulières sur la membrane intersegmentaire abdominale à sa partie inférieure : ce sont deux taches noires à la hauteur des deuxième et troisième

B. — L'élevage permanent de *C. capitata*

Nous ne détaillerons pas les méthodes d'élevage utilisées, qui ont déjà fait l'objet de publications de notre part (1955, 1958). Nous les résumons simplement.

1. Élevage sur bananes.

C'est à partir d'un tel élevage qu'ont été effectués nos travaux sur le comportement de ponte.

Il est offert à une population de mouches en cage des bananes; ces fruits ont l'épicarpe perforé de trous à l'aide d'une épingle, afin de faciliter la ponte. Les bananes sont laissées 24 h en cage, puis placées à 25 °C sur un lit de sable; les larves arrivées au terme de leur développement sortent du fruit et vont se pupéfier dans le sable d'où les pupes sont faciles à récolter par tamisage. Un tel élevage produit en moyenne 87 pupes par fruit et par jour, avec 17 générations dans l'année. Les inconvénients en sont la manipulation et l'encombrement des bananes, et son coût relativement élevé.

2. Élevage sur milieu artificiel.

C'est à partir d'un tel élevage qu'ont été effectués nos travaux sur le comportement sexuel.

Nous avons reprise, en l'adaptant à nos besoins et en l'améliorant, la technique d'élevage sur milieu à base de poudre de carotte mise au point par Finney (1956) et Christenson et *coll.* (1956). Les larves sont élevées dans un milieu fait de poudre de carotte atomisée réhydratée et de levure de bière, le développement des moisissures et bactéries étant inhibé par l'acide benzoïque et l'acide chlorhydrique. Les œufs sont obtenus par un dispositif original mis au point grâce à nos recherches sur le comportement de ponte; il s'agit d'un pondoir sphérique en matière plastique jaune percée de nombreux trous (fig. 3); une toile mousseline humidifiée est plaquée sur la paroi interne; après 24 h le pondoir est ouvert, la mousseline portant les œufs est retirée et plongée dans l'eau où les œufs se détachent; les œufs sont ensuite comptés volumétriquement avant d'être placés en surface du milieu d'élevage; l'unité d'élevage est de 3 500 œufs qui donneront un rendement d'au moins 80 % en adultes (la ponte d'une cage de 1 000 mouches atteint 5 000 œufs par jour). Les milieux contenant des larves sont placés dans des dispositifs qui permettent aux larves, par leurs sauts caractéristiques, de tomber dans du sable où elles se pupéfient.

Nous avons été conduit à établir un tel élevage à allure industrielle pour les besoins de multiplication intensive de parasites de *Trypetidae* en vue de la lutte biologique. Nos travaux sur le comportement de reproduction ont été à la base de certaines des techniques utilisées.

Notons que dans tous nos élevages, l'alimentation des adultes a toujours été constituée de rondelles de banane suspendues dans les cages et changées tous les jours. C'est le mode d'alimentation qui nous a de beaucoup donné le plus de satisfactions tant du point de vue de la fécondité que de la commodité d'emploi.

Les élevages sont réalisés soit en cages conditionnées, soit en chambres conditionnées, à la température de 25 °C, humidité relative 80 %, avec éclairage artificiel par tubes fluorescents.

FIG. 3. — Pondoir en matière plastique.

C. — Les conditions expérimentales générales. Cages d'expérience

Les conditions expérimentales dans lesquelles nous avons réalisé nos observations et expériences ont toujours été les mêmes que celles des élevages. La température était de 25 °C, l'humidité relative de 80. L'éclairage toujours réalisé par des tubes fluorescents, a seulement varié en intensité et en répartition lorsque cela était nécessaire.

Les cages utilisées étaient celles-là même que nous employons dans les élevages : soit des cages conditionnées du type A, soit des cages placées dans les chambres conditionnées, du type A', et pour certains essais seulement du type B (fig. 4, 5, 6).

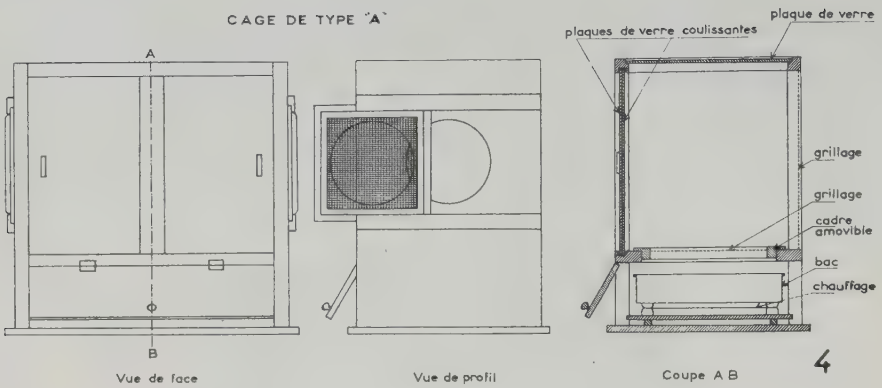


FIG. 4. — Cage de type « A » — Dimensions utiles : 44 × 47 × 33 cm.

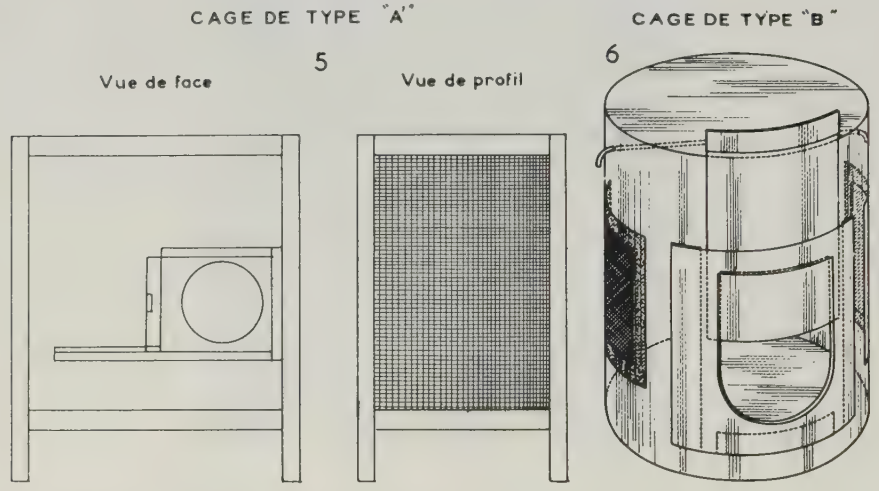


FIG. 5. — Cage de type « A' » non conditionnée, pour utilisation en chambre climatisée. Les parois sont grillagées, sauf la paroi antérieure en matière plastique transparente. Dimensions utiles : 44 × 44 × 33 cm.

FIG. 6. — Cage de type B en matière plastique transparente; hauteur 25 cm, diamètre 20 cm.

PREMIERE PARTIE

LE COMPORTEMENT SEXUEL DE *C. capitata*

CHAPITRE PREMIER

LE COMPORTEMENT SEXUEL CHEZ LES INSECTES

A. Généralités

Le comportement sexuel des insectes a été très abondamment étudié et la bibliographie à ce sujet est considérable. Aux observations éthologiques souvent très précises ont succédé, surtout depuis le développement de l'école objectiviste, des études expérimentales qui ont permis de mieux comprendre, dans bien des cas, l'enchaînement des phénomènes aboutissant à l'accouplement.

Le point de départ du comportement est la *motivation* c'est-à-dire l'apparition chez un insecte d'un état de réceptivité qui le rend sensible à un certain nombre de signaux, et plus précisément à un enchaînement de signaux successifs. La motivation, ici, est fondamentalement l' « *impulsion interne à la reproduction* » (TINBERGEN), liée à l'apparition de la maturité sexuelle. Nous pouvons alors décomposer le comportement sexuel en deux séquences principales :

1° L'*attraction à distance* de l'un des partenaires vers l'autre, en réponse à un signal généralement simple.

2° La *parade sexuelle* qui commence au moment où chacun des partenaires perçoit l'autre comme un signal. Chacun d'eux réagit alors au signal par une réponse qui entraîne la production d'un nouveau signal, cet enchaînement plus ou moins important de signaux et de réponses devant aboutir à l'acte consommatoire, l'accouplement.

L'*attraction à distance* est certainement le phénomène le plus difficile à étudier, dans la mesure où il échappe à l'observation directe. C'est pourtant celui qu'il serait souvent le plus important de bien connaître.

Ce sont les phénomènes d'*attraction chimique ou olfactive* qui ont été le plus facilement mis en évidence. Il suffit en effet souvent de garder dans une cage une femelle d'une espèce pour voir des mâles de la même espèce arriver en plus ou moins grand nombre. Les exemples maintenant classiques ne manquent pas : *Saturnia pyri*, *Lasiocampa quercus*, *Lymantria dispar*, *Mantis religiosa*, etc. De nombreux travaux relatent des expériences précises portant sur le caractère chimique des attractifs, leur spécificité, les dilutions et les distances auxquels ils peuvent agir. On sait que ces distances peuvent être considérables : 100 m pour *Mantis religiosa* (Kelner-Pillault, 1957), 1 km pour *Lasiocampa quercus* (Dufay, 1957), 11 km pour *Arctias selene* (Mell, 1922). On a pu montrer que les produits chimiques en cause, difficilement identifiables, peuvent agir à des dilutions extrêmement faibles : Hecker (1956) a montré que le produit actif chez la femelle de *Bombyx mori* pouvait agir sur des mâles à partir de 10^4 à 10^5 molécules par millimètre cube d'air. Jacobson *et coll.* (1960) ont pu identifier la substance émise par les femelles de *Porthetria dispar* et montrer qu'elle est attractive pour les mâles par quantités inférieures à 10^{-7} microgrammes ! Les mêmes auteurs ont réussi la synthèse de cette substance, ce qui constitue le premier exemple de synthèse d'un attractif sexuel.

Il est frappant de constater que les exemples d'attraction chimique à distance ne sont généralement connus que dans le sens attraction du mâle par la femelle. Richards, dans sa revue de la question en 1927, après avoir noté par exemple que, chez les Lépidoptères, les types les plus divers d'organes odoriférants sont trouvés chez le mâle, attribue à ces organes un pouvoir d'excitation sexuelle pour la femelle arrivant à proximité immédiate, alors que les glandes odoriférantes des femelles ont, envers les mâles, un pouvoir d'attraction à longue distance. Chez le Neuroptère *Osmylus chrysops*, Withycombe (1922) a toutefois montré que le mâle reste immobile en dévaginant deux glandes blanches et translucides à l'extrémité de l'abdomen; les femelles peuvent être attirées à une distance de 60 cm, se dirigeant vers le mâle soit en marchant soit en volant. Fletcher (1943) signale que chez certains Lépidoptères *Hepialidae*, le mâle attire la femelle par une odeur (le phénomène étant inverse chez d'autres espèces de la même famille).

Les phénomènes d'attraction par *émission de vibrations* sont également maintenant bien connus, et ont fait l'objet de nombreux travaux, notamment chez les Orthoptères, dont les diverses formes d'appel ont été plus particulièrement analysées et interprétées par Faber (1953) et Busnel et ses collaborateurs, et chez les Diptères (voir chapitre suivant). Il est intéressant de remarquer qu'il s'agit dans la plupart des cas d'attraction de la femelle par le mâle.

Enfin nous pouvons faire entrer dans l'attraction à courte distance des phénomènes faisant appel à des *signaux visuels*. Les travaux de Tinbergen et ses collaborateurs (1942) sur *Eumenis semele* sont

maintenant bien connus. C'est ici le mâle qui est attiré par la femelle, comme chez *Hepolimnas misippus* (STRIDE, 1957) et chez certains Diptères.

La *parade sexuelle* a fait l'objet de très nombreuses descriptions, et ses modalités sont tellement diverses chez les insectes qu'il n'est pas possible de les réduire à quelques schémas simples. Retenons seulement qu'elle peut mettre en jeu toute la gamme des signaux olfactifs, visuels, auditifs, tactiles, gustatifs où chacun des sexes peut prendre sa part. Les échanges d'excitation entre les deux sexes apparaissent généralement comme *un enchaînement de réactions mutuelles d'intensité croissante rendant de plus en plus nécessaire et probable la réalisation de l'acte consommatoire.*

B. Le comportement sexuel chez les Diptères

Les travaux portant sur les Diptères montrent que les différents types de signaux cités précédemment peuvent entrer en jeu. Concernant l'*attraction à distance*, FRINGS (1958) cite différents auteurs ayant mis en évidence et étudié l'attraction des mâles de moustiques par la vibration d'ailes des femelles. VOGEL (1957) a étudié l'action de leurres se déplaçant devant le mâle de *Musca domestica* et produisant la même réaction de saut que celle déclenchée par le passage d'une femelle. Les exemples de réaction à un signal chimique émis par l'un des partenaires sont moins bien connus. SÉGUY dans sa « *Biologie des Diptères* » (1950) rapporte quelques exemples d'émissions odorantes et d'organes glandulaires qui sont supposés jouer un rôle dans le comportement sexuel. Nous verrons plus en détail les travaux relatifs aux *Trypetidae* faisant intervenir des signaux sonores ou chimiques.

La *parade sexuelle* a fait l'objet d'observations et de travaux très détaillés dans deux cas principalement : d'une part en ce qui concerne le curieux « don nuptial » pratiqué par certains mâles de la sous-famille des Empidinées (SÉGUY, 1950), d'autre part chez les Drosophiles qui méritent à ce sujet un chapître spécial.

Enfin il faut rappeler ici les travaux de plus en plus nombreux portant sur la fréquence des accouplements depuis les applications remarquables faites par BUSHLAND, BAUMHOVER et leurs collaborateurs (1955); ayant constaté que la femelle de *Callitroga hominivorax* ne s'accouple qu'une fois, même si le mâle était infécond, ces chercheurs ont réussi à éliminer ce Diptère nuisible de l'île de Curaçao en dispersant dans l'île des mâles stérilisés aux rayons cathodiques. Ce succès a conduit différents chercheurs à examiner en détail la fréquence des accouplements chez de nombreux Diptères (et d'autres insectes également), et à s'apercevoir que ce phénomène de l'accouplement unique est probablement beaucoup plus fréquent qu'on ne pouvait l'imaginer Il y a une voie ouverte à des recherches d'ordre physiologique qui devrait être largement exploitée dans les années à venir.

1° Travaux sur les Drosophiles.

La première description du comportement sexuel dans le genre *Drosophila* est due à Sturtevant (1915). Mais c'est surtout depuis une quinzaine d'années que son étude a été entreprise de façon détaillée et systématique. Dans le cadre des études génétiques considérables poursuivies sur la Drosophile depuis cinquante ans, les chercheurs ont en effet été conduits à examiner la nature de l'isolement sexuel entre espèces et sous-espèces, et à vérifier si les différences de comportement mises en évidence pouvaient aider à comprendre la phyllogénie du genre.

Sur ce matériel particulièrement favorable (malgré sa petite taille), les observations ont été poursuivies avec une minutie extrême, soit sur le comportement normal, soit sur le comportement entre individus de maturité différente, déjà accouplés ou non, de même que sur les réactions entre individus d'espèces ou sous-espèces différentes, capables ou non de se croiser. Spieth (1952) précise la terminologie spéciale utilisée pour caractériser chacun des actes du mâle et de la femelle au cours de la parade sexuelle. Cette terminologie comprend 14 termes, dont 8 se rapportent aux attitudes mâles, 5 aux attitudes de défense des femelles non réceptives, 1 à la réaction d'un mâle courtisé par un autre mâle.

Le comportement type peut être résumé ainsi : le mâle s'approche de la femelle et la tape avec une ou deux pattes antérieures (*tapping*), puis reste orienté vers la femelle en se déplaçant en cercle autour d'elle (*circling*) en même temps qu'il exécute différents mouvements des ailes (*vibrations*, *flicking*, *wawing*, *scissors movement*); enfin il lèche les génitalia de la femelle (*licking*), cette action précédant souvent l'assaut et l'accouplement. Si la femelle n'est pas réceptive (immature ou déjà fécondée), elle peut réagir par indifférence (*ignoring*), fuite (*decamping*), ou mouvements de défense (*fluttering*, *extruding*, *depressing*). La signification de ces différentes actions a été étudiée en détail, en examinant les signaux mis en jeu. Interviennent des impressions tactiles (dans le *tapping*) étudiées par ablations de tarses, des impressions chimiques étudiées par ablations d'antennes (Mayr, 1950), des signaux auditifs et visuels, où les deux sexes peuvent avoir leur part.

Bastock et Manning (1955) ont comparé les trois éléments fondamentaux du comportement, *circling*, *vibration* et *licking*, pour savoir dans quelle mesure ils étaient indépendants ou liés entre eux. Des observations détaillées ont montré que ces trois éléments peuvent se superposer, et qu'ils dépendent d'une excitation commune, les centres les contrôlant ayant des seuils différents de décharge (le seuil le plus bas étant celui de l'orientation). D'autre part ces auteurs ont étudié avec soin les phénomènes d'interruption dans la parade qui seraient dus à l'émission de signaux inhibiteurs dont l'existence, même chez la femelle vierge, pourrait jouer un rôle important dans la sélection

sexuelle. Enfin ils ont indiqué la possibilité d'actions de substitution, comme les mouvements de toilette des femelles, suggérant même que la parade pourrait être une forme hautement ritualisée du comportement de toilette !

Nous avons pensé intéressant d'insister un peu sur ces travaux, car ils montrent à quel degré peut être poussée l'étude du comportement sexuel d'un Insecte, particulièrement d'un Diptère, et les développements auxquels ils peuvent conduire en matière de comportement animal.

2° Observations et travaux sur les *Trypetidae*.

Le comportement sexuel des *Trypetidae* n'a, à notre connaissance, fait l'objet d'études systématiques que récemment sur *Strumeta tryoni* en Australie. Par contre quelques observations éthologiques ont été relevées dans l'étude générale de certains de ces insectes qui présentent souvent une grande importance économique par l'ampleur des dégâts qu'ils commettent sur les cultures. Enfin les recherches de produits attractifs utilisables dans la lutte contre ces insectes ont donné des résultats assez surprenants posant des problèmes non résolus en matière de comportement sexuel précisément.

a) *Observations éthologiques diverses.*

Nous renvoyons au chapitre suivant en ce qui concerne *C. capitata* dont le comportement sexuel a fait l'objet d'une première description sommaire par Martelli en 1910.

Le même auteur (1908) a sommairement décrit le comportement sexuel de *Dacus oleae* de la façon suivante : « *L'accouplement est précédé d'un son que le mâle immobile produit en vibrant des ailes rapidement et par saccades, dans le but sans doute d'appeler la femelle, après quoi il la poursuit, saute dessus etc.* ». Sacantanis (1953) signale qu'en élevage, avec éclairage artificiel durant 12 heures sur 24, l'activité sexuelle se manifestait en fin de période d'éclairement. Nous avons pu faire la même observation, et apporter de premières précisions sur l'émission de l'appel sonore chez cet insecte (Féron, 1960).

Boyce (1934) donne des indications intéressantes sur le comportement sexuel de la Mouche des noix, *Rhagoletis completa*. Il note assez curieusement que l'accouplement suit habituellement la ponte, le comportement sexuel se manifestant surtout en fin d'après-midi. Il indique que le mâle est tout d'abord en attente sur la noix, montrant une forte agressivité pour les autres mâles ou tout insecte étranger. Ses réactions sont différentes envers une femelle qui se pose sur le fruit apparemment pour se nourrir ou pour pondre. Le mâle aborde alors la femelle par derrière; celle-ci peut se retourner avec agressivité, puis s'envoler. Sinon elle se met à pondre et le mâle reste à proximité pour s'accoupler aussitôt après; il peut même arriver à interrompre la ponte pour réaliser l'accouplement.

Nous pensons qu'une étude plus systématique de ce comportement modifierait ce schéma quelque peu bizarre; car il semble paradoxal que la femelle doive pondre pour accepter ensuite l'accouplement. Il est plus probable que l'accouplement a lieu normalement suivant un processus qui apparaît chez d'autres *Trypetidae* : appel du mâle (sonore ou chimique), réponse de la femelle, parade et accouplement. Il est alors possible qu'une femelle cherchant à pondre se trouve sur une noix en même temps qu'un mâle (l'auteur indique qu'en fin d'après-midi, période d'activité, on voit un ou deux mâles sur la plupart des noix), et que le mâle cherche à s'accoupler, profitant notamment d'une certaine passivité de la femelle après la ponte. On pourrait aussi imaginer que l'acte de ponte représente chez la femelle courtisée une activité de substitution (voir certains cas spéciaux chez *C. capitata*), mais cela paraît peu probable.

Chez la Mouche de l'Asperge, *Platyparea poeciloptera*, l'existence d'ampoules érectiles chez le mâle est notée par plusieurs auteurs. Ces ampoules apparaissent sur les côtés de l'abdomen, au niveau des quatrième et cinquième segments, lorsque l'insecte est immobile; elles sont rétractées au moindre dérangement et au cours de la copulation (Dingler, 1934). Un bon dessin en est donné par Séguy (1951). Les auteurs pensent qu'il s'agit de glandes émettant un attractif pour les femelles mais aucune démonstration n'en a encore été faite.

b) *Etudes sur* Strumeta tryoni. — *L'appel sonore du mâle.*

Myers (1952) poursuivant des études sur cet insecte pour la mise au point d'un élevage permanent, a tout d'abord été amené à constater l'importance de l'intensité lumineuse sur le rendement de l'élevage. Il a alors observé que les mâles n'entrent en activité sexuelle qu'au moment de la chute de l'intensité lumineuse ambiante.

Il donne le schéma de la séquence générale du comportement sexuel : appel sonore du mâle par vibration des ailes, réponse de la femelle qui vient à proximité du mâle; suit alors une parade sexuelle où l'auteur n'a pas pu établir de séquence précise, mais a noté de la part du mâle des petits vols, des déplacements autour de la femelle, le léchage de l'oviscapte étendu (*circling*, *licking*, par analogie avec ce qui était vu chez la Drosophile), mettant en jeu des signaux auditifs, visuels, gustatifs et tactiles. Il est curieux de noter que le mâle continue pendant l'accouplement à vibrer des ailes tant que l'intensité lumineuse est favorable.

Monro (1953) a étudié l' « appel » sonore du mâle. Il a montré l'existence d'un dispositif spécial d'émission existant seulement chez le mâle et composé d'un peigne de poils disposés de chaque côté du troisième tergite abdominal auquel correspond une structure spéciale du lobe anal de l'aile. Les émissions sonore, qui sont de courte durée, ont été enregistrées et leurs caractéristiques étudiées à l'oscillographe.

BROWNE (1957) étudie très en détail l'importance du facteur intensité lumineuse et ses variations sur le comportement sexuel, en prenant comme critère l'appel du mâle. Il montre en particulier que la durée d'éclairement précédant la baisse de luminosité importe plus que l'intensité de cet éclairement.

Le même auteur indique d'autres *Trypetidae* chez lesquelles a été constatée l'émission d'un appel sonore au crépuscule : *Dacus cucurbitae* (BACK et PEMBERTON, 1917), *D. passiflorae* (SIMMONDS, 1936), *Solanum halfordiae* et *S. bryoniae*. Chez *Dacus dorsalis* et *Anastrepha ludens*, les accouplements sont aussi constatés plus nombreux au crépuscule. Ce comportement est donc fréquent chez les *Trypetidae*.

Enfin BROWNE (1957) étudie chez *Strumeta tryoni* la fréquence des accouplements et leur influence sur la fertilité et la fécondité. Il montre que des femelles fécondées refusent le mâle, et que leur ponte a les mêmes caractères que celle de femelles ayant été à nouveau accouplées (ce qui peut se produire en élevage). L'auteur remarque que chez les Insectes, ceux qui se contentent de rares accouplements sont ceux qui vivent dispersés, tel *S. tryoni*, et que ceux vivant en foules ont des accouplements fréquents, tels les Drosophiles et les Insectes des grains.

c) *Problème des attractifs sexuels.*

La question des produits attractifs pour les *Trypetidae* a connu des fortunes diverses avec des découvertes étranges et des rebondissements récents assez remarquables, toujours grâce à l'intérêt économique de ces insectes.

En 1912, HOWLETT relatait ses premières observations sur *Dacus diversus* et *D. zonatus*. Il essayait d'attirer ces insectes par des essences de plantes diverses. C'est ainsi qu'il constata le pouvoir attractif très marqué de l'essence de citronnelle *pour les mâles exclusivement*, et les réactions particulières des mâles attirés (excitation à courte distance, inhibition à proximité immédiate). Il rapportait ce pouvoir attractif à une imitation d'une odeur sexuelle émise par la femelle.

En 1915, le même auteur analysait ce pouvoir attractif, et montrait que l'isoeugénol attire *D. diversus* et le methyleugénol *D. zonatus* et *D. ferrugineus*. Revenant sur sa première explication il voit trois causes possibles à ce pouvoir attractif :

1° Guide sexuel émis par la femelle, ce qui lui paraît alors très improbable;

2° Guide sexuel attirant les mâles vers les plantes où les femelles se trouvent pour la ponte. Mais il est difficile de comprendre alors pourquoi les femelles ne sont pas attirées;

3° Attractif-nourriture valable seulement pour les mâles.

SEVERIN (1913) attirait l'attention sur le fait que le kérosène (pétrole lampant) attirait presque exclusivement *les mâles* (et 3 femelles pour mille seulement) de *C. capitata*. En 1914, il indique différents

dérivés du pétrole et d'autres huiles essentielles attirant toujours les mâles; et en 1918 il rapporte plusieurs *Trypetidae* dont les mâles sont attirés par différentes huiles.

Ripley et Hepburn (1931) étudient l'action de 350 composés sur *Pterandrus rosa*. Ils en trouvent 9 agissant sur les mâles seulement et les classent en deux types : ceux qui imitent l'odeur de la femelle, et ceux qui émanent de plantes nutritives. Certains composés, tel le diphényluréthane, n'existant pas dans la nature, les auteurs concluent qu'ils ne peuvent être des attractifs alimentaires, et doivent donc imiter pour les mâles l'odeur-femelle.

En 1935 ces auteurs étudient le même problème chez *C. capitata*. Ils étudient l'action sur les mâles du terpinyl acétate et de quelques autres produits attractifs. Ils écartent finalement la théorie odeur-nourriture, pour retenir comme seule valable l'*hypothèse odeur-femelle*. A l'appui de cette théorie ils indiquent surtout que les mâles ne répondent que lorsqu'ils sont sexuellement mûrs, qu'ils répondent peu lorsqu'ils sont en présence de femelles vierges, et répondent de nouveau lorsque, dans la nature, la proportion de femelles fécondées augmente (la valeur objective de cette dernière constatation n'apparaît pas clairement).

Ripley et Hepburn pensent par ailleurs que la femelle ne s'accouple probablement qu'une fois, comme aussi le mâle, ce qui expliquerait ensuite sa sensibilité aux attractifs imitant l'odeur femelle (cette hypothèse est pour le moins curieuse et apparaît plutôt comme dictée par le désir de prouver l'efficacité pratique des piègeages au terpinyl acétate, de façon assez peu logique d'ailleurs).

Les recherches très nombreuses de produits attractifs pour les *Trypetidae* se sont poursuivies dans le but surtout de trouver un attractif agissant sur les femelles autant que sur les mâles, afin de pouvoir lutter contre ces insectes soit par captures directes, soit par utilisation de solutions attractives additionnées d'un insecticide. Les essais d'essences tirées des plantes attaquées ont généralement donné des résultats décevants. Par contre les produits de fermentation les plus divers ont généralement montré un bon pouvoir attractif. L'eau de son fermentée a été ainsi longtemps préconisée, capturant d'ailleurs des quantités d'insectes de toutes sortes. McPhail (1939) montrait que l'attraction était en réalité due à la présence de protéines hydrolysées, c'est-à-dire finalement à la présence d'ammoniaque. Des produits dégageant de l'ammoniac, comme une solution de phosphate di-ammonique, se montrent assez sélectifs vis-à-vis des *Trypetidae*. Ces dernières années encore les hydrolysats chimiques, ou mieux enzymatiques, de protéines ont été très largement utilisés dans les pratiques de lutte (Shepherd, 1957). Mais sur le plan de la théorie, Dethier (1947) dans ses considérations générales sur les attractifs

note que l'association entre l'ammoniac et les « mouches des fruits » (toutes *Trypetidae*) reste sans explication satisfaisante.

Les chercheurs américains ont repris systématiquement la recherche d'attractifs puissants pour *C. capitata* dans le but d'établir des piégeages de détection dans les régions où cet insecte pouvait être introduit dangereusement. Le fait de ne capturer que des mâles ne devenait alors plus un inconvénient. C'est ainsi que STEINER (1957) signalait le pouvoir attractif extrêmement puissant, pour les mâles de *C. capitata*, de l'essence vierge de graine et de racine d'angélique, *Archangelica officinalis* (plante absolument pas attaquée par *C. capitata*). RIPLEY et HEPBURN (1935) en avaient signalé le pouvoir faiblement attractif pour *Pterandrus rosa*.

Les besoins en essence d'angélique pour ces piégeages dépassant largement la production, des recherches furent entreprises pour trouver un produit de synthèse ayant le même pouvoir attractif. GERTLER et *coll.* (1958) annonçaient la découverte d'esters de l'acide 6-methyl-3 cyclohexane-1-carboxylique comme présentant cette propriété (le N, N-diéthylamide de cet acide était connu comme répulsif pour les moustiques). STEINER et *coll.* (1958) signalaient le pouvoir particulièrement attractif de l'isomère *trans* du sec-butyl 6 methyl-3-cyclohexane-1-carboxylate, comparé à l'isomère *cis*. BEROZA et *coll.* (1959) signalent le tert. butyl-... comme plus actif encore.

Des découvertes analogues ont été faites pour d'autres *Trypetidae* : pouvoir attractif du methyleugénol pour *Dacus dorsalis* (STEINER, 1952), de l'anisylacétone pour *Dacus cucurbitae* (BARTHEL et *coll.* 1957); puis de produits actifs même sur des mâles récemment éclos de *D. cucurbitae* (BEROZA et *coll.* 1960); BARNES (1958) a montré en essais de laboratoire que différents attractifs étaient également actifs sur *Rhagoletis completa* dans les proportions suivantes des sexes :

Huile de graine d'angélique	97 %	de mâles
Méthyl-eugénol	90 %	—
Sec-butyl 6-methyl 3-cyclohexane-1-carboxylate	80 %	—
Anisylacétone	74 %	—

Ce qui paraît alors surprenant c'est que tous ces produits ne se soient pas montrés actifs aussi sur d'autres *Trypetidae* étudiées; les publications sont malheureusement avares de renseignements sur ce point, les recherches ayant été essentiellement poursuivies dans un but très pratique pour lequel seul le meilleur résultat méritait d'être divulgué (on peut regretter ainsi que des moyens souvent considérables d'investigation mis en œuvre ne permettent pas la connaissance de résultats qui pourraient présenter pour la science un intérêt certain). De toutes façons la liste des produits attractifs n'est pas close, et le problème est actuellement entre les mains des chimistes qui se sont aperçus que les composés d'une structure comparable à celle d'un attractif puissant connu présentaient aussi quelque pouvoir attractif

(Hall et *coll.* 1957), ce qui ouvre un champ de recherches systématiques assez considérable.

Ce que nous retiendrons en définitive c'est le remarquable pouvoir attractif et excitant pour les mâles de *Trypetidae*, et particulièrement de *C. capitata*, de certaines essences naturelles et de composés chimiques de synthèse bien définis et généralement spécifiques. Et nous noterons que ce phénomène, qui pose pourtant de curieux problèmes, n'a pas fait, à notre connaissance, l'objet de recherches récentes en matière de comportement, et plus particulièrement de comportement sexuel.

Chapitre II

LE COMPORTEMENT SEXUEL DE *C. capitata*

A. Données bibliographiques

La première description est donnée par Martelli (1910) de la façon suivante : « *le mâle appelle la femelle, d'abord en courbant vers le haut et en soulevant le dernier segment abdominal, puis en faisant ressortir l'extrémité et en la gonflant en forme de tête d'épingle, pendant que l'abdomen se rétracte à sa partie médiane et se gonfle latéralement. Avec cette modification de l'abdomen, il tourne de temps en temps sur lui-même en vibrant des ailes presque continuellement, guettant l'arrivée d'une femelle, qu'il va rencontrer jusqu'à toucher la tête avec la sienne. Puis il s'élance sur son dos et courbe l'extrémité de l'abdomen en cherchant avec le pénis l'orifice vulvaire de la femelle* ». Nous verrons que cette description sommaire est incomplète

Back et Pemberton (1918), dans une longue étude sur *C. capitata*, reprennent la description de Martelli, en laissant subsister les lacunes fondamentales, mais en apportant quelques observations complémentaires. Ils attribuent, avec doute, l'apparition d'une vésicule à une érection du rectum. Ils ajoutent une description plus détaillée des deux dernières séquences du comportement, l'approche du mâle et de la femelle et l'assaut, de la façon suivante : « *Souvent la femelle arrive en face du mâle, pour être saluée, lorsqu'elle se trouve à un pouce* (2,5 cm), *d'une violente ventilation des ailes du mâle. Lorsque la femelle arrive à un demi-pouce du mâle, celui-ci se déplace vers l'avant de façon hésitante jusqu'à ce que les têtes de l'un et l'autre se touchent ; le mâle saute alors en avant et s'efforce de s'accrocher à la femelle, mais il est souvent repoussé...*

Les efforts pour saisir (avec les forceps) l'oviscapte et le faire sortir durent habituellement de 10 *à* 20 *secondes. Après* 15 *à* 20 *secondes, ou même plus tôt, l'organe copulateur, long, étroit et chitinisé, commence doucement à se dérouler.* »

Les mêmes auteurs attirent les premiers l'attention sur la forte *odeur sexuelle* émise par les mâles et perceptible par l'homme. Ils la comparent à une odeur de mucus urinaire et signalent qu'elle ne paraît que lorsque les mâles courtisent les femelles. Ils ont essayé d'utiliser cette odeur pour piéger des femelles, au laboratoire et dans la nature, mais sans aucun succès.

Enfin ils indiquent, d'après leurs observations en élevage, que les mâles et les femelles peuvent s'accoupler fréquemment bien que les accouplements successifs ne semblent pas nécessaires pour maintenir la fertilité des œufs.

Costantino (1930) fait une étude morphologique externe très détaillée de *C. capitata*, mais passe complètement sous silence l'existence d'une vésicule érectile et, pour le comportement sexuel, se contente de reprendre les descriptions précédentes.

Hanna (1938) donne une description anatomique des organes internes de *C. capitata* et notamment des appareils génitaux mâle et femelle. N'ayant probablement pas regardé les insectes en activité, il ne parle pas non plus de la vésicule érectile du mâle.

B. Description préliminaire. — Séquence d'ensemble

Nous donnons ici une description du comportement sexuel de *C. capitata* suivant un schéma typique tel qu'il doit apparaître à un observateur attentif. Il est évident que ce schéma ne nous est pas apparu d'emblée, mais qu'il a été le résultat de découvertes successives. Nous verrons dans la suite de ce travail comment nous avons pu analyser les différentes séquences, et quelles sont les conditions à réunir dans un élevage pour avoir le maximum de chances d'observer ce comportement. Il nous paraît cependant utile de donner maintenant ce schéma fondamental.

1° Au laboratoire.

C'est dans nos élevages au laboratoire que nous avons pu réaliser nos observations, grâce à la grande quantité de mouches que nous avions constamment sous les yeux.

La séquence d'ensemble apparaît selon le schéma suivant (fig. 7, et 8) :

— *Attente du mâle en état I :* Le mâle en état de rut (ou d'excitation sexuelle) est immobile, dressé sur ses pattes à tel point que le corps entier se trouve plus haut que les pattes. L'abdomen de l'insecte est fortement rétracté longitudinalement à la partie inférieure, et gonflé latéralement. L'extrémité de l'abdomen est relevée vers le

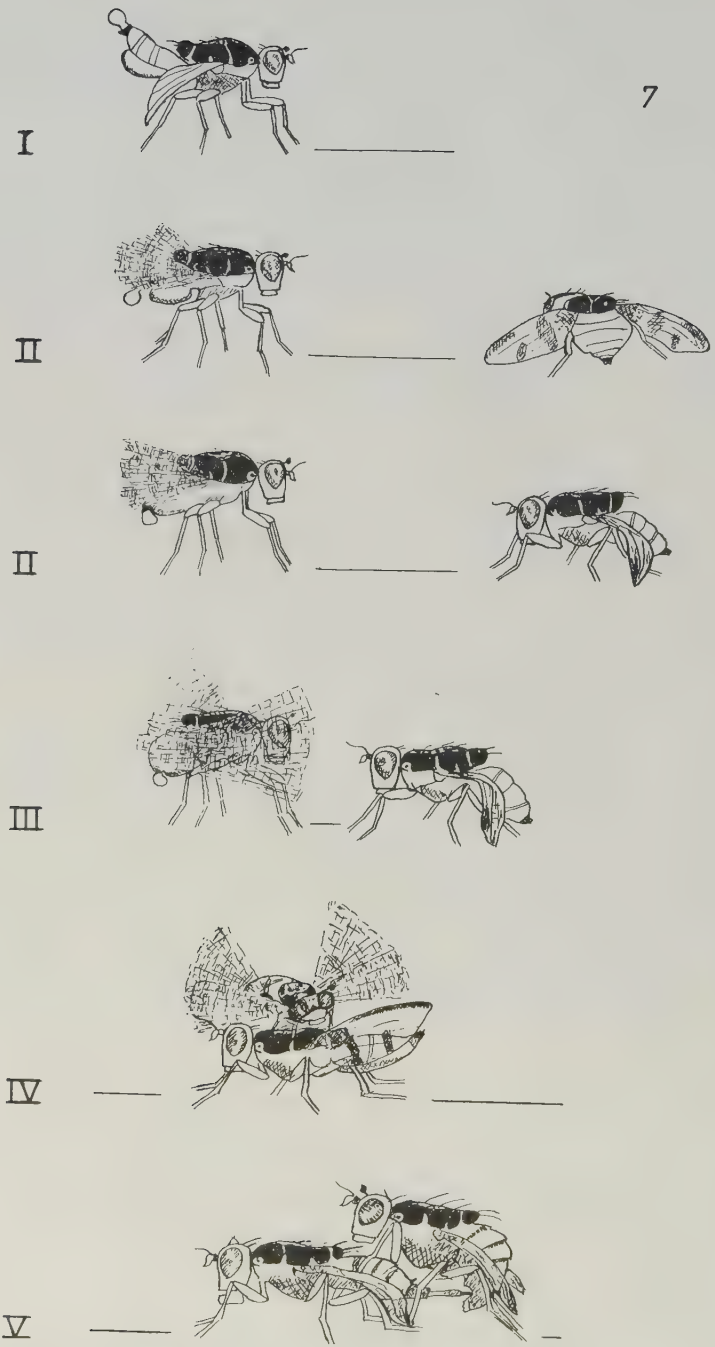


FIG. 7. — La séquence générale de l'accouplement : État I du mâle (appel odorant) — Arrivée de la femelle — État II du mâle — Orientation de la femelle — État III du mâle — État IV. Assaut du mâle et accouplement V.

haut, et une ampoule anale apparaît gonflée, brillante comme une gouttelette liquide. Dans cette attitude, le mâle ne se déplace pas, et ses ailes sont immobiles, maintenues perpendiculaires au corps.

— *Arrivée de la femelle, état II du mâle :* Une femelle vient se poser en vol à quelques centimètres du mâle. Celui-ci aussitôt pivote sur lui-même de façon à faire face à la femelle. En même temps, toujours

FIG. 8. — Séquence générale de l'accouplement (nous n'avons pas obtenu de photographies publiables de l'assaut).

dressé sur ses pattes, il abaisse l'ampoule anale qui vient plus bas que l'abdomen, et déclenche une vibration rapide des ailes maintenues latéralement.

— *Approche de la femelle :* La femelle fait alors face au mâle, et s'avance vers lui le plus souvent très lentement. Le mâle reste immobile, toujours en état II.

— *Etat III du mâle, assaut, accouplement :* Lorsque la femelle se trouve très près du mâle, les têtes des deux insectes se trouvent à 2 ou 3 millimètres l'une de l'autre, l'excitation du mâle augmente, caractérisée par d'amples mouvements des ailes (toujours en vibration) vers l'avant au rythme de 2 par secondes environ, accompagnés de mouvements vifs de rotation de la tête. L'assaut du mâle sur la femelle suit alors aussitôt. Le mâle saute par dessus la tête de la femelle qui, à ce moment, relève brièvement l'extrémité de l'abdomen, avec légère extrusion de l'armure génitale; puis le mâle se retourne sur le dos de la femelle, dont il saisit les parties génitales avec son forceps; le coït est alors réalisé aussitôt.

2° Dans la nature.

Il était important évidemment de vérifier si ce comportement, observé en cages d'élevage donc dans des conditions artificielles, se déroulait de façon identique dans la nature. Il fallait pour cela une certaine chance, puisque nous verrons que les femelles sexuellement mûres répondent rapidement à l'appel du mâle à condition qu'elles soient vierges, et qu'une fois fécondées elles deviennent indifférentes.

Cette chance nous l'avons eue, au cours d'une mission en 1958 dans la forêt d'Arganier du Sous Marocain. Cette forêt d'Arganier (*Argania spinosa* L.) constitue un foyer considérable de *C. capitata* (Sacantanis, 1957), où nous étions allés chercher un parasite particulièrement intéressant, *Opius concolor*, Hyménoptère Braconide (Féron, 1952). Au cours de nos observations, nous avons pu voir se dérouler sur une noix d'Argane le comportement sexuel de *C. capitata* exactement suivant le schéma indiqué plus haut : attente du mâle en rut sur une noix (au soleil), arrivée de la femelle, etc. jusqu'à l'accouplement.

Il est plus satisfaisant pour nous de constater que le déroulement du comportement fondamental est le même dans la nature et au laboratoire. Si cependant il en avait été autrement, l'étude au laboratoire n'en aurait pas été déconsidérée pour autant, puisqu'elle représente un comportement déterminé dans des conditions définies donc digne d'attention; nous y aurions vu alors un exemple de la variabilité du comportement, comme le rappelle Crane (1957) dans son étude sur le comportement de Lépidoptères. Mais *C. capitata* apparaît comme un matériel biologique à larges possibilités d'adaptation, et relativement peu exigeant quant aux caractéristiques du milieu ambiant.

C. La motivation. — Les manifestations externes de la maturité sexuelle

Restant dans les limites de notre travail, qui s'attache essentiellement aux manifestations externes de la reproduction, nous avons pensé utile de recueillir quelques indications sur le début d'apparition du comportement sexuel normal.

1° Rythme de ponte d'une population.

Le résultat essentiel de l'activité sexuelle est le dépôt par la femelle d'œufs fécondés. L'examen du rythme de ponte d'une population de mouches et de la fertilité des œufs déposés doit nous donner théoriquement des renseignements précis sur le début de fécondité des femelles et sur la fertilité des mâles au même moment. Cet examen ne nous permet pas, par contre, de savoir si la fertilité des mâles ne précéderait pas celle des femelles. Il y a cependant un moyen de le savoir qui consiste à mettre ensemble des femelles sexuellement mûres et vierges, en présence de mâles venant d'éclore et de noter l'apparition des premiers accouplements et des premiers œufs fertiles. L'observation directe d'une population de mâles uniquement permet également de noter l'apparition de la première manifestation de la maturité sexuelle qui est l'état I, ou appel, précédemment signalé; celle-ci se produit, dans les conditions de nos élevages, à partir du troisième jour de vie des mâles.

Nous avons procédé à l'étude du rythme de ponte, en son début, de diverses populations de mouches comprenant :

— femelles seules, non fécondées,

— femelles fécondées puis séparées des mâles,

— mâles et femelles éclos en même temps,

— mâles mûrs et femelles immatures et vierges,

— mâles immatures et femelles mûres,

— mâles et femelles mélangés après qu'ils aient atteint la maturité sexuelle.

Toutes les observations rapportées ci-après ont été réalisées en chambre-conditionnée à 25 °C avec une humidité relative de 80 %. Les cages étaient en éclairement constant. Les œufs étaient recueillis dans des pondoirs artificiels du type indiqué au début de ce travail.

L'âge des insectes est compté en jours, le jour 1 correspondant à la mise en observation de la cage pour des insectes éclos depuis la veille. Ceci nous donne une approximation théorique de 24 heures. En pratique pour plusieurs essais, les insectes avaient éclos dans les 12 heures précédant le début de l'expérimentation. Nous nous contenterons de cette approximation, notre but étant simplement de pouvoir dire que la maturité sexuelle est atteinte par exemple en moyenne à partir du quatrième ou du cinquième jour de vie de l'imago.

La fertilité des œufs a été contrôlée par prélèvement, dans le total pondu, de 3 lots de 100 œufs dont les nombres d'éclosions étaient notés après 72 heures à 25 °C (les œufs étant gardés dans l'eau). Lorsque le nombre d'œufs était inférieur à 100, la totalité des œufs était gardée en observation. La moyenne des résultats obtenus nous donne un chiffre qui représente l'*indice de fertilité* en pourcentage d'éclosions. Nous indiquerons uniquement l'indice obtenu ainsi, pour ne pas alourdir les tableaux, car les résultats des trois échantillonnages se sont toujours trouvés homogènes. Nous indiquerons aussi la mortalité des insectes puisqu'elle pourrait, si elle était élevée, conduire à interpréter les nombres d'œufs pondus.

Les séries d'observations rapportées ici ne sont pas les seules que nous ayons effectuées. Nous avons choisi les plus typiques et les plus comparables (en nombre d'insectes utilisés notamment).

a) 150 *femelles seules depuis l'éclosion.*

Le tableau I montre que les pontes commencent le 4e jour et que le rythme s'accroit progressivement pour devenir assez régulier à partir du 7e jour.

Tableau I : Ponte de 150 femelles seules depuis l'éclosion.

JOUR	MORTALITÉ	NOMBRE D'ŒUFS	FERTILITÉ
1	0	0	0
2	0	0	0
3	1	0	0
4	0	38	0
5	2	446	0
6	0	784	0
7	0	1 447	0
8	1	1 384	0
9	0	1 588	0
10	0	1 454	0
11	1	1 124	0
12	0	1 477	0
13	9	1 978	0
14	30	356	0

b) 146 *femelles isolées après accouplement.*

Nous avons réuni dans une cage 250 femelles et 250 mâles gardés séparés depuis l'éclosion et arrivés à maturité sexuelle. Dans les heures qui suivaient, nous avons isolé les couples formés et repris les mâles une fois l'accouplement terminé. Les 146 femelles fécondées nous ont donné le rythme de ponte et les indices de fertilité portés au tableau II.

Tableau II : Ponte de 146 femelles isolées aussitôt après accouplement.

JOUR	MORTALITÉ	NOMBRE D'ŒUFS	FERTILITÉ
1	3	512	93,7
2	1	546	95
3	3	621	96,6
4	3	693	95,6
5	10	654	97,3
6	0	395	97,6

Nous remarquons des nombres d'œufs déposés qui ne correspondent pas à un rythme normal tel qu'il apparaît dans les autres essais. Une autre série d'observations dans des conditions analogues nous a encore donné un rythme anormal. Ce qui nous intéresse surtout c'est de constater que pour des femelles qui se sont accouplées, l'indice de fertilité se maintient au-dessus de 90, la présence d'œufs infertiles étant donc très faible et représentant un déchet normal comme nous l'ont montré de très nombreux contrôles faits en cours d'élevage habituel.

c) 150 *femelles et* 150 *mâles éclos en même temps.*

Les premiers accouplements étaient constatés le troisième jour (tableau III). Les premières pontes sont recueillies le quatrième jour,

TABLEAU III : Ponte de 150 femelles et 150 mâles éclos en même temps.

JOUR	MORTALITÉ ♂	MORTALITÉ ♀	NOMBRE D'ŒUFS	FERTILITÉ
1	0	0	0	
2	5	1	0	
3	3	6	0	
4	3	4	93	86
5	2	1	1 266	72,6
6	4	3	1 709	91,6
7	4	5	2 235	97,6
8	6	5	1 363	98,8
9	4	4	1 849	98
10	2	7	1 629	99,8

comme pour les femelles vierges, mais le rythme est ici en progression plus rapide. Ce phénomène que nous avons retrouvé dans d'autres comptages non rapportés ici (et dans les observations *e* et *f*), indique que la présence des mâles active la ponte. Bien des hypothèses peuvent être formulées quant à la cause exacte ; dire qu'il y a un « effet de groupe » caractérise seulement l'ensemble du phénomène. On sait que chez d'autres Diptères (LANG, 1956; DEDUIT, 1957), la fécondation répétée augmente le nombre d'œufs pondus (le nombre d'œufs formés étant constant). Mais ici l'observation et l'expérience nous montrent que la femelle de *C. capitata* fécondée refuse le mâle pendant au moins une dizaine de jours. Nous serions tentés d'attribuer le phénomène, dans les élevages de *C. capitata*, à une excitation générale induite par l'émission d'odeur sexuelle du mâle. Nous renvoyons pour cela aux chapîtres ultérieurs indiquant l'effet de cette odeur sur les femelles vierges, et au réflexe de ponte que nous caractérisons comme action de substitution (voir nos observations sur les « comportements aberrants »). A l'appui de cette hypothèse, nous devons remarquer que l'indice de fertilité n'atteint pas d'emblée les valeurs au-dessus de 90; il y a donc un certain nombre d'œufs infertiles pondus par des femelles non fécondées, chez lesquelles le comportement de ponte a été déclenché avant l'accouplement malgré la présence de mâles sexuellement mûrs.

d) 150 *femelles immatures et vierges.* — 150 *mâles mûrs.*

Les mâles étaient éclos depuis 6 jours, et présentaient tous des signes de maturité sexuelle (état I). Les résultats sont portés dans le tableau IV.

Si nous comparons aux essais précédents, nous voyons que la présence de mâles mûrs auprès de femelles immatures ne change rien au rythme de ponte ni à la variation de l'indice de fertilité. Or les mâles étaient en activité sexuelle dès le premier jour et des accouplements ont été constatés dès le début du deuxième jour. Nous verrons plus loin que des femelles immatures et vierges sont assez passives, et que les mâles peuvent les forcer parfois à l'accouplement. Cela ne change rien au rythme de maturation des œufs.

Tableau IV : Ponte de 150 femelles immatures et vierges en présence de 150 mâles mûrs.

JOUR	MORTALITÉ ♂	MORTALITÉ ♀	NOMBRE D'ŒUFS	FERTILITÉ
1	0	0	0	
2	4	3	0	
3	2	6	0	
4	1	1	126	36
5	1	2	832	77,6
6	0	2	1 347	90,3
7	1	0	1 987	99
8	7	3	1 238	86
9	2	1	1 463	96,3
10	2	2	1 579	98,3

e) 150 *femelles mûres.* — 150 *mâles immatures.*

Les mâles dans leur premier jour après éclosion ont été introduits le sixième jour (tableau V).

Tableau V : Ponte de 150 femelles mûres et vierges mises en présence de mâles immatures.

JOUR	MORTALITÉ ♂	MORTALITÉ ♀	NOMBRE D'ŒUFS	FERTILITÉ
1			0	
2			0	
3			0	
4			0	
5			53	0
6	mélange		173	0
7	6	5	1 536	0,3
8	2	1	1 524	29,6
9	0	1	2 939	62
10	3	1	2 439	70
11	1	0	2 287	93,3
12	3	1	1 954	98,6
13	3	1	1 104	97,6
14	2	3	1 024	97
15	6	2	1 116	98,3

Notons tout d'abord que les femelles ont commencé à pondre le cinquième jour, au lieu du quatrième jour dans les observations précé-

dentes. Ceci doit être dû à l'approximation de 24 heures que nous avons indiquée; ici les femelles, comme dans l'essai suivant, étaient sorties dans les 12 heures précédant le premier jour.

Quelques accouplements ont été notés dès le début du septième jour, ce qui semble indiquer que des mâles peuvent être mûrs 24 à 48 heures après leur éclosion. Mais l'indice de fertilité ne commence à être positif que le huitième jour (sauf 1 œuf éclos sur 300 le septième jour). Nous verrons au chapitre des « comportements aberrants » que la présence de femelles sexuellement mûres auprès de mâles immatures peut induire chez ceux-ci un comportement sexuel plus ou moins déréglé pouvant aboutir à l'accouplement. C'est probablement ce qui s'est passé ici. Il y a là, nous semble-t-il, un phénomène assez important.

L'indice de fertilité ne devient normal que 5 jours après le mélange.

f) 150 *femelles mûres.* — 150 *mâles mûrs.*

Des accouplements se produisent dès le premier jour (65 accouplements 3 heures après le mélange), et l'indice de fertilité devient aussitôt positif (tableau VI). Ce n'est cependant qu'après 6 jours qu'il devient normal, ce qui peut laisser supposer que des femelles arrivées à maturité et ayant des œufs à pondre ont été conduites à déposer leurs œufs avant d'être accouplées et fécondées. Les remarques faites au paragraphe *c* sont peut-être encore plus valables ici : la présence de mâles mûrs déclenche une activité générale pouvant se traduire par la ponte comme action de substitution, de la part des femelles ayant des œufs mûrs et n'ayant pu être fécondées. L'allure normale du rythme de ponte montre d'ailleurs que, fécondées ou non, les femelles doivent déposer leurs œufs régulièrement. Il est possible que des femelles ayant des œufs prêts à être pondus n'acceptent le mâle qu'après avoir déposé leurs œufs.

TABLEAU VI : Ponte de 150 femelles mûres et vierges mises en présence de 150 mâles mûrs.

JOUR	MORTALITÉ ♂	MORTALITÉ ♀	NOMBRE D'ŒUFS	FERTILITÉ
1			0	
2			0	
3			0	
4			0	
5			68	0
6	mélange		156	0
7	6	3	588	22
8	1	0	1 480	80,6
9	1	3	1 536	87,6
10	1	2	1 459	71,3
11	1	2	1 323	83,6
12	1	0	1 602	98,6
13	6	0	1 048	98,3
14	5	0	1 166	99
15	2	2	1 116	98

2° Évolution de l'activité sexuelle d'une population homogène.

Des observations précédentes, nous pouvons conclure que les mâles arrivent à maturité à partir du troisième jour de leur existence (dans les conditions de nos élevages), mais peuvent s'accoupler à partir du deuxième jour; les femelles arrivent à maturité à partir du quatrième ou cinquième jour de leur existence, mais peuvent être accouplées avant.

Nous pouvons maintenant essayer d'expliquer comment évolue l'activité sexuelle d'une population homogène dans une cage d'élevage.

La première manifestation de l'activité sexuelle est constituée par l'appel du mâle. Dans une cage de 3 à 4 jours, on voit en effet de nombreux mâles en état I. Mais les femelles viennent progressivement à maturité et l'agitation dans la cage est très grande. Les mâles restent peu de temps en attente; les parades se déroulent très rapidement et il n'est pas facile d'en apercevoir une dans ses détails. Une cage de 4 à 5 jours contient un grand nombre d'accouplements (l'accouplement peut durer 2 à 3 heures).

Par contre, dans une cage de 6 à 8 jours, on peut constater un très grand nombre de mâles en état I restant longtemps en attente. Les femelles fécondées sont devenues indifférentes à l'appel du mâle, et sont occupées à pondre et à se nourrir. Des femelles cependant viennent encore à maturité et répondent à l'appel du mâle. C'est le moment où l'on a le plus de chances d'assister à la parade typique.

Enfin dans une population plus âgée le nombre de femelles réceptives devient très réduit, et l'on peut voir un très grand nombre de mâles appelant sans assister à aucune parade. Les accouplements deviennent très rares (deux ou trois pour une cage de 3 000 mouches), et peuvent être le fait plus de l'excès d'activité des mâles forçant des femelles passives à l'accouplement que d'un renouveau de réceptivité des femelles.

3° Influence des conditions ambiantes.

a) *Intensité lumineuse.*

Nous avons vu que, chez de nombreuses *Trypetidae*, l'activité sexuelle du mâle se manifeste au crépuscule et que l'intensité de la manifestation dépend surtout de la durée de l'éclairement préalable. L'énergie accumulée par l'insecte pendant la période d'éclairement augmente la motivation jusqu'à atteindre un seuil permettant la manifestation extérieure de l'impulsion sexuelle. Cette énergie semble être liée à l'activité générale de l'insecte dans une certaine ambiance lumineuse.

Chez le mâle de *C. capitata* sexuellement mûr, la motivation apparaît comme puissante, ou le seuil de réponse particulièrement bas. Il suffit en effet d'un temps d'éclairement limité pour voir apparaître

l'état de rut du mâle; quelques minutes peuvent suffire, à condition que l'intensité lumineuse soit forte. Dans une cage à température constante de 20 °C exposée à la lumière du jour, l'état de rut du mâle apparaît dès la première heure du jour. Un mâle isolé dans une petite cage ou un tube de verre peut entrer en rut. Un mâle qui vient de s'accoupler peut presque aussitôt entrer à nouveau en rut.

L'exposition d'une cage au soleil déclenche aussitôt une intense activité générale et plus particulièrement des manifestations d'excitation sexuelle de la part des mâles et des femelles (voir le chapitre « Comportements aberrants »).

b) *Couleurs*

Nous avons réalisé de nombreuses expériences, sur lesquelles nous reviendrons pour examiner la réaction de mâles et de femelles en présence de supports de couleurs différentes. Le principe consistait à suspendre dans une cage des boules de couleurs différentes, et à faire des comptages donnant une idée du nombre de mouches venant se poser et de leurs réactions.

Une compétition entre boules jaunes et rouges, par exemple, a été réalisée dans une cage contenant 100 mâles. Chaque minute pendant 30 minutes nous notions sur les boules le nombre de mâles et le nombre de mâles en rut. Nous faisions une répétition après changement de l'ordre des boules. Le résultat global indique les différences significatives suivantes :

	NOMBRE DE MALES	MALES EN RUT	% MALES EN RUT
Jaune.....	534	94	17,6
Rouge	183	16	8,7

Ce pouvoir attractif et sexuellement excitant de la couleur jaune nous a été confirmé dans d'autres essais, sans d'ailleurs que nous ayons cherché à savoir avec exactitude s'il s'agit d'une réaction à la couleur elle-même ou à une différence de brillance. Il est frappant de voir, lorsqu'on introduit une boule jaune dans une cage contenant des mouches mûres, des mâles qui étaient sexuellement passifs, s'y poser immédiatement, et entrer aussitôt en état de rut avec agitation, agressivité, passages faciles de l'état I à l'état II, et essais de copulation avec d'autres mouches femelles ou mâles. Nous admettrons donc que la couleur jaune constitue un excitant sexuel, ou autrement dit qu'elle abaisse le seuil de réponse à la motivation, particulièrement chez le mâle. Nous verrons pourtant, à propos du comportement de ponte de la femelle, que le phénomène de la réaction aux couleurs doit être interprété avec prudence.

c) *Excitants chimiques*

Nous renvoyons au chapitre des « comportements aberrants » où nous examinerons l'action de l'essence d'angélique et de composés

de synthèse, attractifs pour le mâle et pour la femelle vierge, et qui paraissent abaisser considérablement le seuil de réponse à la motivation sexuelle.

D. Analyse du comportement : les séquences fondamentales

Nous avons vu plus haut la description d'ensemble du comportement sexuel. Nous nous proposons maintenant d'examiner chacune des séquences fondamentales, en en donnant une description plus détaillée, et en cherchant à déterminer quels peuvent être les signaux mis en jeu.

1° Attitudes du mâle sexuellement inactif.

Le mâle sexuellement inactif peut se présenter au repos dans diverses attitudes (fig. 9). On peut le voir soit avec le corps horizontal, légèrement élevé au-dessus du substrat, soit encore avec le corps incliné vers

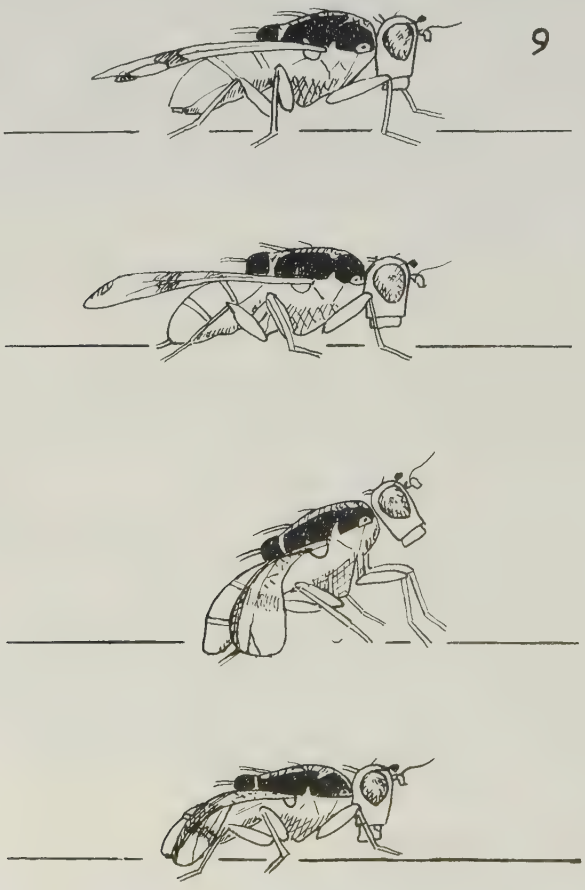


Fig. 9. — Attitudes de mâles sexuellement inactifs.

l'arrière, cette dernière attitude paraissant traduire une « attention » à des signaux tels que le passage en vol d'autres mouches.

On peut apercevoir à l'extrémité de l'abdomen le septième segment qui porte le forceps et qui est prolongé par la vésicule anale; celle-ci apparaît comme une petite membrane blanchâtre souple, animée de mouvements spasmodiques (fig. 10).

Les ailes peuvent être maintenues à peu près horizontalement. Elles peuvent aussi, dans une attitude classique chez *C. capitata* et d'autres *Trypetidae*, être maintenues perpendiculaires au corps et tordues en hélice de telle sorte que la plus grande surface se trouve à peu près perpendiculaire au substrat.

2° État I du mâle. — L'appel odorant.

Le mâle est dressé sur des pattes de telle sorte que tout le corps apparaît dégagé et que l'abdomen se trouve au-dessus des fémurs des pattes postérieures (fig. 11). L'abdomen est incurvé vers le haut. Les sternites abdominaux sont fortement rétractés à leur partie médiane et gonflés latéralement et plus ou moins colorés (fig. 12). L'appareil génital externe est érigé vers le haut, les forceps sont nettement apparents. Le pénis est parfois partiellement déroulé et apparaît sous forme d'une petite boucle (Back et Pemberton signalaient le déroulement du pénis seulement comme dernière phase précédant le coït; ce sont des enregistrements photographiques qui nous ont permis de percevoir ce déroulement précoce, qui ne se produit cependant pas régulièrement).

L'ampoule anale.

En même temps apparaît à l'extrémité de l'appareil génital, cette petite vésicule en forme de gouttelette brillante et limpide qui avait frappé les premiers observateurs. Back et Pemberton écrivaient « *he extrudes the rectum (?) to form the white bulbous structure* ».

Il s'agit plus précisément d'une vésicule anale à paroi mince et translucide qui se trouve remplie d'un liquide incolore. Son gonflement est provoqué par la contraction de l'abdomen, et l'on peut la faire apparaître en appuyant sur l'abdomen d'un mâle. Lorsqu'elle est gonflée, le tube digestif la traverse par un tube également translucide (fig. 13). La dissection montre que cette vésicule n'est pas en liaison directe avec l'appareil génital interne.

Lhoste et Roche (1960), travaillant en liaison avec nous, ont réalisé une étude histologique de l'extrémité du mâle de *C. capitata*. Ils ont précisé que l'ampoule anale se gonfle par pression sanguine, et

ils ont montré la présence, à la base de cette ampoule, de deux glandes assez volumineuses débouchant à la base de l'ampoule. Il semble, d'après leur schéma (fig. 14) que l'ampoule servirait de diffuseur par sa surface extérieure.

L'odeur sexuelle.

Cette odeur très particulière, signalée par Back et Pemberton, apparaît exclusivement lorsque le mâle est en état I, c'est-à-dire lors de l'érection de l'ampoule anale.

Dans une cage de mâles redevenus sexuellement inactifs subsiste une odeur musquée qu'il ne faut pas confondre avec la première odeur, et dont nous verrons qu'elle est sans action sur les femelles.

L'odeur sexuelle est difficile à caractériser. On peut la comparer à une odeur de mucus (mucus urinaire, écrivent Back et Pemberton), déplaisante dès qu'elle est un peu concentrée, une odeur d'excrétion que l'on peut retrouver dans la sueur, certaines sécrétions muqueuses, mucus spermatique, etc... Elle est très perceptible pour l'homme; si, dans une pièce, une cage contient des mâles de *C. capitata* en état I, l'observateur s'en aperçoit tout de suite à l'odeur qui se répand dans la pièce.

L'ampoule anale constitue très certainement l'organe émetteur ou tout au moins diffuseur de l'odeur sexuelle.

3° La femelle répond a l'appel odorant du mâle

L'observation de la première séquence nous montre que le mâle reste immobile, et que c'est la femelle qui vient se poser à proximité. La présence de l'ampoule anale chez le mâle en état I, et l'odeur dégagée en même temps (et par chance perceptible à l'homme) laissent supposer *a priori* qu'il s'agit d'une réponse à un signal odorant. Nous avons pu mettre l'action d'un tel signal en évidence de différentes façons.

a) *Une cage contenant des mâles en état I est attractive pour des femelles vierges et mûres.*

Des mâles sexuellement mûrs sont enfermés dans une boîte cylindrique en matière plastique transparente de 8 × 11 cm comportant une ouverture grillagée de 5 cm de diamètre. Cette boîte étant exposée à la lumière, les mâles viennent très rapidement en état I, et l'odeur

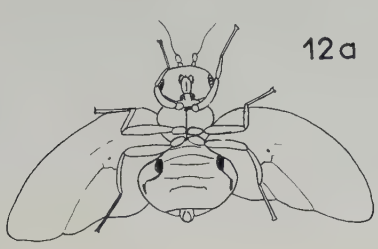
---

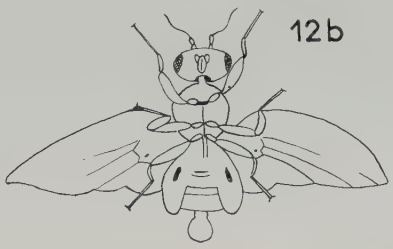
Légende de la planche

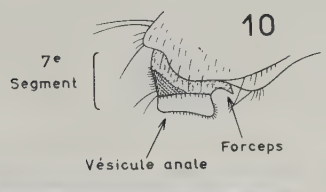
Fig. 10. — Aspect schématique du profil de l'extrémité de l'abdomen d'un mâle au repos.

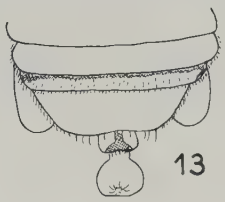
Fig. 11. — Mâle en état I.

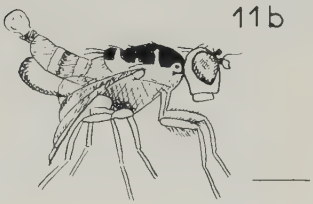
Fig. 12. — Aspect schématique d'un mâle vu par dessous. — *a*, mâle au repos ; *b*, mâle en état I, avec son abdomen rétracté au milieu et l'ampoule anale.











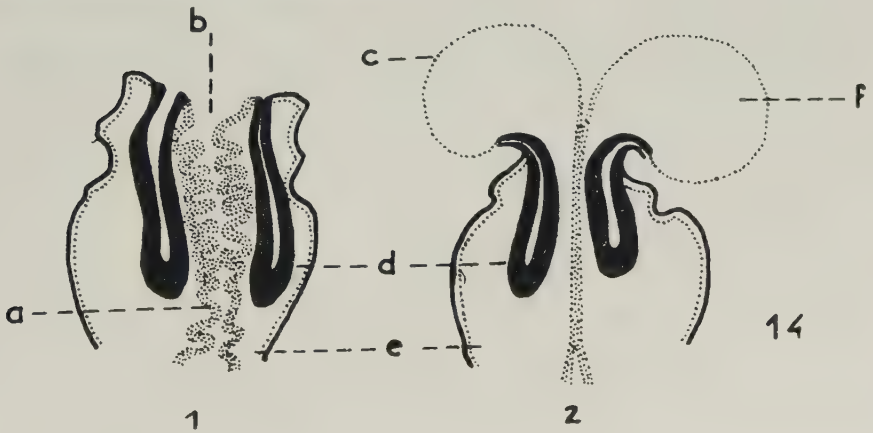


Fig. 13. – Aspect schématique, vu par-dessus de l'extrémité de l'abdomen d'un mâle en état I — On voit l'ampoule (traversée par le rectum) et les protubérances latérales.

Fig. 14. — 1, coupe schématique du 7e segment abdominal d'un individu mâle en repos sexuel — 2, *id.* d'un individu mâle en rut.
a, paroi rectale très plissée; *b*, anus; *c*, épithélium rectal déplissé; *d*, glandes anales; *e*, 7e segment abdominal; *f*, ampoule anale formée par la dévagination du rectum (d'après Lhoste et Roche).

sexuelle devient perceptible. Dès que la boîte contenant les mâles est introduite dans une cage contenant des femelles vierges et mûres, un certain nombre de femelles se rendent sur l'ouverture grillagée, où elles font preuve d'une grande agitation (fig. 15). Nous décrirons plus loin (« comportements aberrants ») les réactions souvent curieuses des femelles ainsi excitées.

Dans une cage contenant 150 femelles vierges âgées de 6 jours, nous avons compté chaque minute le nombre de femelles présentes sur l'ouverture grillagée :

Minutes.....	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nombre de femelles...	4	3	6	12	10	5	6	10	9	9

Les femelles très agitées parcourent la plaque grillagée rapidement puis s'envolent pour revenir ensuite, ce qui fait que leur nombre varie sans cesse.

Dans un autre essai, nous avons capturé pendant 10 minutes toutes les femelles arrivant sur l'ouverture grillagée. Nous en avons capturé 28.

Dans une cage contenant des femelles âgées de 1 à 2 jours, nous ne notons aucune réaction à la présence de mâles en état I.

Dans une cage contenant 350 femelles vierges âgées de 2 à 3 jours une boîte contenant 15 mâles en état I attire seulement 3 à 4 femelles.

Dans une cage contenant 350 femelles vierges de 3 à 4 jours, environ 50 femelles se pressent sur l'ouverture grillagée après 2 à 3 minutes.

Notons que la réaction des femelles vierges ne se produit absolument que si des mâles sont en état I. D'autre part une contre-épreuve faite en plaçant dans la cage des femelles vierges une boîte contenant des femelles mûres ne donne aucune réaction particulière, mais seulement quelques visites dues à l'activité générale de la cage.

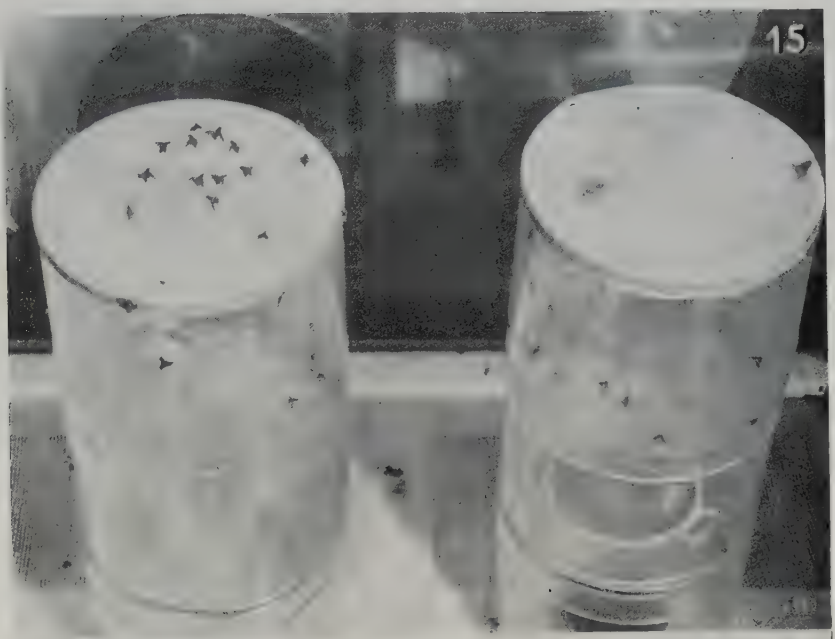
b) *Une cage contenant des mâles en état I n'est pas attractive pour des femelles fécondées.*

Une boîte contenant des mâles en état I et placée dans une cage contenant des femelles fécondées ne déclenche aucune réaction particulière. Des femelles peuvent venir sur le grillage en raison probablement de l'activité générale de vol mais sans répondre apparemment au signal odorant. Elles ne montrent ni agitation ni aucune des réactions particulières des femelles vierges.

Dans une cage contenant 140 femelles fécondées depuis 6 jours nous avons compté chaque minute le nombre de femelles présentes sur l'ouverture grillagée :

Minutes.....	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nombre de femelles.....	0	2	2	0	0	0	0	1	0	0

Ce résultat est à comparer à celui indiqué précédemment.



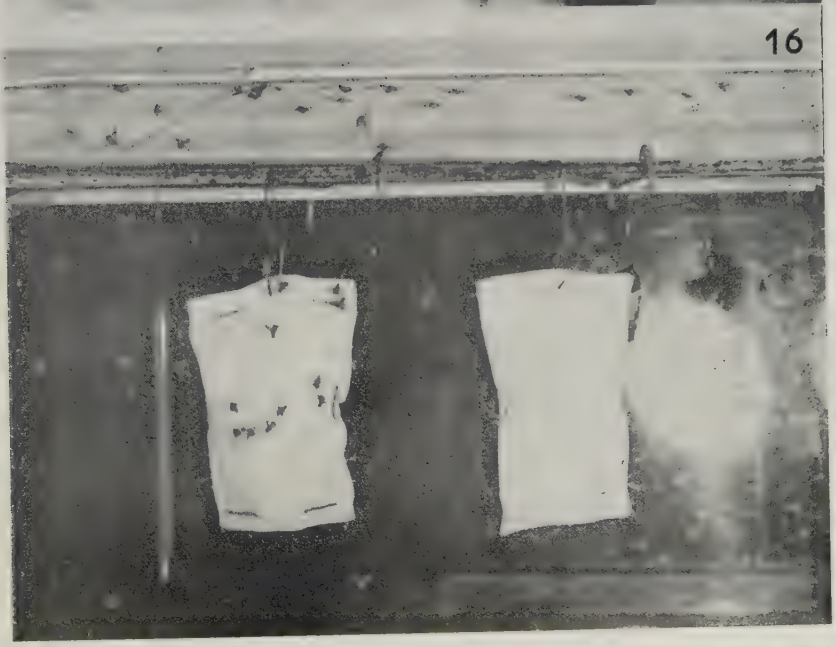


Fig. 15. — Une boîte contenant des mâles en état I (ou même seulement l'odeur de ces mâles) attire des femelles mûres et vierges sur l'ouverture grillagée. Une boîte contenant des femelles ne provoque aucune réaction.

Fig. 16. — Un tampon de coton imprégné de l'odeur d'une cage de mâles en état I attire des femelles mûres et vierges. Un tampon venant d'une cage de femelles n'est pas attractif.

Nous avons aussi capturé pendant 10 minutes les femelles arrivant sur l'ouverture grillagée. Nous en avons capturé 6. Dans une cage contenant 101 femelles fécondées, nous avons testé pendant 10 jours l'attraction des mâles en état I. La réaction a été nulle, sauf une réaction très fugitive de 3 femelles au quatrième jour.

c) *Une cage contenant des femelles mûres n'est pas attractive pour des mâles.*

Cette contre-épreuve devait évidemment être faite. Des femelles mûres sont enfermées dans la boîte en plastique et placées dans une cage contenant des mâles mûrs. Nous ne notons aucune réaction de la part des mâles. Mais par contre, si des mâles sont en état I, une vive agitation se manifeste chez les femelles qui viennent souvent sur l'ouverture grillagée.

d) *L'air d'une cage contenant des mâles en état I est attractif pour des femelles vierges.*

Une boîte en plastique contient 15 mâles en état I; l'ouverture grillagée est obturée par un couvercle; la boîte est mise 10 minutes en armoire frigorifique; les mâles devenus inertes sont retirés par une petite ouverture fermée par un bouchon; la boîte est réchauffée à 25 °C et placée dans une cage de femelles vierges et mûres. Les femelles montrent la même attraction et la même réaction que lorsque les mâles s'y trouvaient.

Trois cages de grande dimension contiennent l'une (A) des mâles mûrs en état I, les deux autres (B et C) des femelles vierges et mûres. En A et B nous suspendons des tampons de coton entourés d'une mousseline et nous les laissons quelques minutes en les pressant un peu pour qu'ils s'imprègnent de l'air de la cage; ils ne sont que très exceptionnellement visités par les mouches qui ne sont pas attirées par la couleur blanche. Les deux tampons sont alors retirés de A et B et placés en C. Le tampon venant de A (mâles en état I) reçoit aussitôt de nombreuses visites de femelles agitées. Le tampon venant de B (femelles) ne reçoit aucune visite (fig. 16). L'attraction dure peu de temps, quelques minutes, ce qui indique que l'odeur est très volatile. On peut voir d'ailleurs les femelles se réunir brièvement au plafond grillagé de la cage, au-dessus du tampon à odeur de mâle, ce qui montre que le produit odorant est volatile et moins dense que l'air.

Enfin, dans une cage contenant des mâles en état I, nous introduisons une boîte en plastique ouverte que nous agitons un peu et sur laquelle nous plaçons le couvercle grillagé. Cette boîte, qui ne contient que de l'air de la cage des mâles en rut, introduite dans une cage contenant des femelles vierges déclenche aussitôt l'attraction vers le grillage et l'agitation caractéristique d'un certain nombre de femelles.

De toutes ces observations nous pouvons tirer quelques conclusions essentielles que nous avons déjà eu l'occasion de signaler (FÉRON, 1959).

1. *Les mâles en état I sont attractifs pour des femelles vierges et mûres âgées de plus de* 2 *jours* (*à* 25 °*C*).
2. *Les mâles en état I ne sont pas attractifs pendant au moins* 10 *jours pour des femelles fécondées.*
3. *L'attraction des femelles est due à l'émission par le mâle, d'un signal odorant capable d'attirer les femelles à distance.*
4. *Le signal odorant est très volatif et peu persistant. Il paraît agir à assez forte concentration et probablement à courte distance.*

Il est possible, avec des ciseaux très fins, de couper l'ampoule anale pendant son érection chez le mâle en état I. La pointe de ciseau portant la gouttelette ainsi obtenue présentée contre la paroi grillagée d'une cage contenant des femelles vierges, provoque seulement quelques réactions fugitives de femelles. Il est probable que le mâle en état I constitue un émetteur très actif de l'odeur par un fonctionnement glandulaire accéléré et qu'il se crée à partir de l'ampoule, servant de diffuseur, un gradient qui disparaît dès la cessation de l'émission. Nous avons donc un phénomène d'attraction odorante sensiblement différent de celui noté chez des Lépidoptères où un abdomen de femelle reste attractif longtemps pour des mâles, ou même simplement un papier qui a été en contact avec un abdomen de femelle.

Ce phénomène extrêmement net d'attraction de la femelle par le mâle renverse l'hypothèse de l'odeur-femelle, hypothèse comme nous l'avons vu, basée sur l'attraction très forte du mâle seul vers certains produits. Lorsque BACK et PEMBERTON ont essayé l'action de l'odeur mâle, il est probable qu'ils n'ont pas pensé à la tester sur des femelles vierges, ou encore qu'ils n'ont pas testé l'odeur très exactement émise par des mâles en état I. Nous savons que cette odeur est très fugitive et ne persiste absolument pas dès que les mâles ont cessé d'être en rut.

4° LE MÂLE RÉPOND A L'ARRIVÉE DE LA FEMELLE. — ÉTAT II DU MÂLE. — VIBRATION D'AILES.

Une femelle vient se poser à proximité du mâle. Celui-ci aussitôt fait face à la femelle. Toujours dressé sur ses pattes, il abaisse son abdomen de telle sorte que l'ampoule anale, bien visible, se trouve dirigée vers le bas, en-dessous de l'ensemble du corps. En même temps est déclenchée une vibration des ailes très rapide mais d'amplitude assez restreinte (fig. 17). Le mâle reste sur place. Parfois le pénis est partiellement déroulé. Cet état II du mâle est toujours précédé de l'état I.

Il peut être déclenché par une femelle se posant jusqu'à 5 cm du mâle. Il peut également être déclenché par le passage en vol d'une femelle; dans ce cas, le mâle reste quelque temps en état II « à vide », puis revient à l'état I. Il se produit aussi lorsqu'une femelle arrive en

marchant à proximité du mâle, à condition que son déplacement soit suffisamment rapide. Mais il ne se produit pas pour une femelle se posant ou arrivant derrière le mâle, dans un secteur échappant probablement à son champ de sensibilité optique.

Le passage à l'état II est une réponse à un signal optique, et non à un signal chimique. En effet, si nous isolons un mâle en état I sous un tube de verre, l'arrivée d'une autre mouche ou son passage à proximité peut déclencher l'état II (fig. 18).

a) *Réaction à d'autres insectes.*

La même réaction est déclenchée aussi facilement par l'arrivée ou le passage d'un autre mâle de *C. capitata*.

Nous avons placé dans une cage de *C. capitata* des individus de *Capparimyia savastanii*, Trypétide très voisine de *C. capitata* et très semblable d'aspect et d'attitude, mais plus petite. Leur passage près d'un mâle de *C. capitata* en rut déclenchait aussitôt l'état II; mais il n'y avait pas réponse de *C. savastanii*, donc pas de suite. Par contre des Drosophiles ne provoquaient aucune réaction.

b) *Action de cadavres de* C. capitata.

Nous avons essayé l'action d'un cadavre de *C. capitata* présenté au bout d'un petit fil de fer. La réaction est souvent positive. Elle se trouve encore positive lorsque nous présentons au mâle I un cadavre privé de ses ailes, et même de sa tête. Il apparaît donc que le thorax seul suffit à déclencher l'état II chez le mâle. Cette réaction est généralement limitée à quelques secondes alors que, devant une mouche vivante, l'état II peut durer beaucoup plus longtemps (10 à 15 secondes par exemple). Cependant en approchant très doucement le thorax, nous avons obtenu quelquefois le passage à l'état III du mâle, et même

---

Légende de la planche

Fig. 17. — Aspects d'un mâle en état II, vu par derrière et de profil.

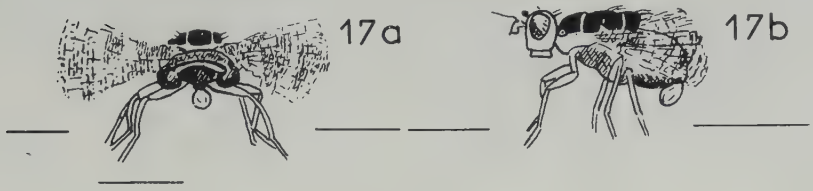
Fig. 18. — Un mâle en état I isolé dans un tube de verre passe en état II à l'arrivée d'une autre mouche; le signal est optique.

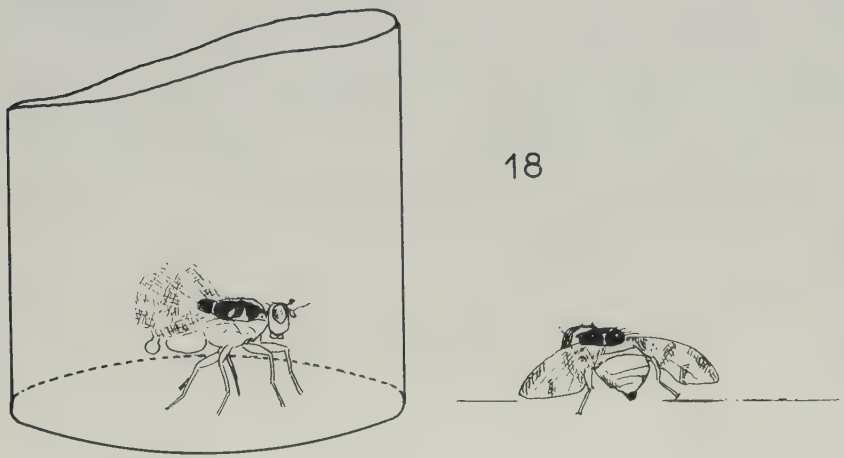
Fig. 19. — Leurres essayés pour l'obtention du passage du mâle de l'état I à l'état II :

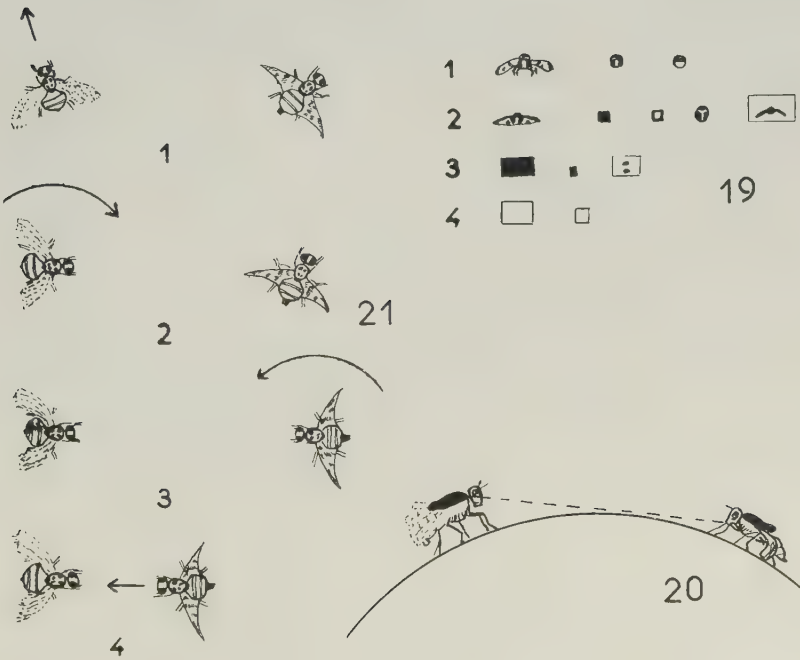
1. Réaction souvent positive (cadavre entier, thorax et tête, thorax)
2. — parfois — (leurres en carton)
3. — rarement — —
4. — nulle —

Fig. 20. — La sensibilité optique vers le bas, du mâle en état II lui permet probablement de voir la femelle malgré la courbure du fruit.

Fig. 21. — Un mâle en état II orienté par un artifice vers une femelle provoque la rotation de la femelle, puis la progression de celle-ci vers le mâle; le signal émis par le mâle est orienté.


17a
17b


18


1
2
3
4
19
21
20

l'assaut, le plus souvent aussitôt stoppé; une fois nous avons obtenu l'assaut complet, avec retournement du mâle sur le thorax, et vibrations d'ailes pendant 2 ou 3 secondes.

c) *Action de leurres.*

Nous avons présenté à des mâles en état I des leurres sous forme de petites pièces de carton blanc ou portant des figures assez simples. La figure 19 indique les caractéristiques de ces leurres et leur efficacité. Les leurres blancs ne provoquent aucune réaction. Les figures noires se rapprochant de la taille d'une mouche provoquent une réaction qui parfois peut durer 2 à 3 secondes, rarement plus. L'approche du leurre ne provoque jamais le passage à l'état III du mâle, mais la cessation de l'état II, l'agressivité ou la fuite. Certaines figures, trop grandes ou trop petites, placées brusquement devant le mâle I, peuvent déclencher l'état II très brièvement, probablement en raison du mouvement. Souvent d'ailleurs les leurres, même les plus efficaces, ne provoquent à leur arrivée qu'un début de réaction du mâle, se traduisant par un très bref abaissement de l'abdomen et une petite élévation d'ailes. Il y a là probablement aussi réaction au mouvement. D'une façon générale, les leurres sont d'autant plus efficaces que l'agitation sexuelle générale dans la cage est plus forte (motivation plus forte, seuil de réponse abaissé).

Ces résultats nous permettent d'imaginer, en première approximation, à quels signaux répond le mâle en état I :

1. Passage dans son champ optique d'une masse sombre animée d'une certaine vitesse, ou arrivée brusque à proximité, ce qui déclenche le passage en état II.
2. L'état II se maintient plus ou moins devant un signal sombre ayant à peu près la dimension du corps d'une mouche. Il se maintient mieux devant un thorax de mouche, qui peut même déclencher la suite du comportement. La supériorité du thorax sur le leurre en carton pourrait être due à la brillance des parties noires (plutôt qu'aux ornementations blanches souvent estompées).

Nos essais, bien que nombreux, n'ont cependant pas été satisfaisants puisqu'une mouche vivante a toujours été un déclencheur beaucoup plus efficace que nos leurres. Le travail de recherche systématique reste à faire, en tenant compte mieux de l'aspect réel d'une mouche (taches colorées des ailes, des yeux; brillance des yeux, du thorax) et du mouvement. La réponse est assez précise pour que l'on doive arriver à déceler le signal ou le complexe de signaux efficaces.

d) *Sensibilité optique du mâle en état II.*

Nous avons vu que le mâle en état I a son seuil de réponse aux signaux optiques fortement abaissé, ce qui permet le passage à l'état II avec orientation vers la femelle. Chez le mâle en état II, le seuil reste

extrêmement bas, de telle sorte que le mâle suit tout déplacement de la femelle en continuant à lui faire face. Cette sensibilité est telle que, s'il n'y a pas réponse de la femelle (soit qu'elle reste immobile, soit qu'elle parte), le mâle en état II réagit très vivement à tout mouvement dans son voisinage, en pivotant sur lui-même. N'importe quel objet provoque ces changements d'orientation, à condition d'être animé d'une certaine vitesse.

Si le mâle est posé sur une vitre, il suffit à l'observateur de déplacer sa main en arc de cercle de l'autre côté de la vitre et un peu en avant de la tête du mâle pour voir celui-ci suivre le mouvement; en faisant un cercle avec la main, on obtient le tour complet du mâle sur lui-même.

Cet élargissement du champ de sensibilité optique ne paraît pas être dû à une position différente de la tête, comme le montrent des photographies. Il faut plutôt l'attribuer à un abaissement très marqué du seuil de sensibilité, notamment des ommatidies périphériques de l'œil. Des mouches normalement posées sur la vitre ne réagissent pas à un mouvement extérieur, sauf dans les deux ou trois jours qui suivent l'éclosion des insectes. Les mouches immatures réagissent en effet très vivement à un mouvement extérieur à la cage par réaction de fuite en vol; cette sensibilité ne se retrouve plus ensuite que chez les mâles en état II.

Sans vouloir faire du finalisme, nous pouvons supposer que cette sensibilité optique particulière est liée au fait que le mâle et la femelle se rencontrent normalement sur les fruits. Le rayon de courbure du fruit est le plus souvent tel que la femelle qui s'est posée se trouve en-dessous du plan tangentiel passant par le mâle. Le mâle ne peut donc réagir que s'il voit la femelle en-dessous de ce plan (fig. 20). Cette sensibilité étant surtout le fait du mâle en état II (elle se manifeste parfois chez le mâle en état I), permet à ce dernier de s'orienter vers la femelle qui se trouve dans son champ optique élargi, et de lui envoyer l'impulsion odorante. Il est d'ailleurs assez remarquable de voir le mâle en état II suivre le mouvement d'un leurre que l'on déplace légèrement, notamment par mouvements de bas en haut; c'est tout le corps du mâle qui se dresse ou s'abaisse par détente ou fléchissement des pattes, souvent complété par un mouvement de la tête.

5° La femelle répond à l'impulsion du mâle.

Dès que le mâle est passé en état II, la femelle, si elle est réceptive, réagit de façon très nette.

a) *La femelle s'oriente vers le mâle.*

Une femelle qui arrive en vol ou qui passe en marchant à quelques centimètres du mâle en état I est souvent orientée de façon quelconque par rapport au mâle. Dès que le mâle passe en état II et s'oriente vers la femelle, celle-ci pivote sur elle-même de façon à faire face au mâle.

Il y a là une réaction de tropisme *sensu stricto*, c'est-à-dire d'orientation sous l'action d'un signal dirigé. Nous avons en effet pu réaliser l'observation suivante : un mâle se trouvait sur une vitre en état II « à vide » après départ de la mouche ayant déclenché cet état; derrière le mâle une femelle était stationnaire, non orientée vers le mâle; utilisant la réaction indiquée précédemment, nous avons déplacé la main derrière la vitre de façon à faire pivoter le mâle sur lui-même; dès que le mâle s'est trouvé en face de la femelle, celle-ci à son tour a pivoté sur elle-même pour faire face au mâle, puis elle s'est dirigée vers lui et l'accouplement s'est réalisé (fig. 21).

Cette réaction d'orientation est très impérative. Elle paraît même pouvoir agir sur des femelles non-réceptives. Dans ce cas la femelle reste immobile 2 ou 3 secondes puis s'en va. Mais sur une femelle réceptive l'action du signal émis par le mâle est précise. Nous avons vu à plusieurs reprises la succession d'action suivante :

— Le mâle se met en état II;

— La femelle fait face au mâle et reste immobile, sauf mouvements de trompe et parfois de toilette des pattes antérieures;

— Le mâle revient à l'état I;

— La femelle amorce alors quelques mouvements, élévation des ailes, léger déplacement;

— Le mâle revient aussitôt en état II;

— La femelle s'immobilise immédiatement;

etc.

Cette séquence peut se reproduire plusieurs fois de suite, mais il est alors rare que l'accouplement s'ensuive. Il est probable que dans ce cas la femelle n'est pas suffisamment réceptive, et qu'un seuil n'est pas atteint permettant le déclenchement de l'action suivante qui est le déplacement vers le mâle.

b) La femelle se dirige vers le mâle.

Dans la parade normale, la femelle après s'être orientée vers le mâle, se dirige aussitôt vers lui par une progression régulière, souvent assez lente (2 cm en 3 à 4 secondes), parfois rapide (5 cm en 3 secondes environ). Parfois encore la progression de la femelle est très rapide, la femelle « court », mais dans ce cas il y a agressivité de la femelle, très probablement non réceptive, qui attaque le mâle, le frappant des pattes antérieures et l'obligeant généralement à fuir.

c) *Nature du signal en jeu.*

Nous nous trouvons ici en présence d'un comportement qui paraît répondre très exactement au schéma classique des éthologistes. Il s'agit d'une « taxie », qui se décompose de façon claire en ses deux éléments fondamentaux, le « tropisme » ou orientation, et la « cinèse » ou déplacement. L'ensemble de la réaction apparaîtrait comme un

télotactisme. Appliquant cependant les principes actuels de la psychophysiologie indiqués dans notre Introduction, nous ne développerons pas plus cette terminologie, et nous retiendrons essentiellement de ce comportement qu'il paraît répondre à un signal précis et orienté. Étant donné ce que nous savons du pouvoir d'attraction olfactive du mâle et des caractéristiques de l'état II de son comportement, nous pouvons imaginer trois signaux possibles :

— Signal sonore par vibration des ailes;

— Impulsion d'un courant d'air;

— Signal odorant.

Le signal sonore existe. L'audition directe en est possible, au moyen d'un tuyau de plastique dont on place une extrémité dans l'oreille, et l'autre à proximité de l'insecte; le son émis est beaucoup plus faible et moins caractéristique que celui émis par le mâle de *Dacus oleae* par exemple. Il n'existe d'ailleurs pas chez *C. capitata* de dispositif spécial d'émission sonore comme il en existe chez d'autres *Trypetidae*. Il est difficile de dire si ce signal joue un rôle; nous verrons cependant plus loin quelques raisons de penser qu'il peut intervenir.

Plus probable paraît la combinaison d'une pulsion d'air portant un signal odorant. La position de l'ampoule en position ventrale et la vibration des ailes qui battent dans leur partie distale en arrière de l'ampoule semblent permettre cette pulsion vers l'avant. Une réaction particulière notée plusieurs fois vient encore à l'appui de cette hypothèse : on peut voir un autre mâle, et parfois une femelle, arriver en face du mâle en état II, s'approcher de lui en « rampant » au ras du substrat, et chercher à s'introduire sous la tête du mâle II, comme pour atteindre l'ampoule; le mâle réagit d'ailleurs par des mouvements de défense des pattes antérieures. Il semble donc que l'ampoule constitue bien un organe émetteur d'une odeur propulsée par le courant d'air dû à la vibration des ailes.

d) *Comportements atypiques.*

Il arrive parfois que la femelle réceptive se trouvant à proximité d'un mâle en état I attaque celui-ci par derrière. La femelle dans ce cas paraît agitée; elle vient frapper l'abdomen du mâle avec ses pattes antérieures, et s'écarte pendant que le mâle se retourne vivement en se mettant en état II. Les insectes se trouvent alors très près l'un de l'autre et la dernière séquence du comportement se déroule, aboutissant à l'accouplement. Ceci peut se produire en particulier lorsque l'on introduit des femelles mûres et vierges dans une cage de mâles mûrs en rut.

Il arrive aussi que la femelle arrive en vol à proximité immédiate du mâle I, et que la deuxième séquence soit supprimée. Cette deuxième séquence constitue un comportement appétitif qui peut disparaître si la femelle est à un degré suffisamment haut de motivation.

Si la femelle ne répond pas assez vite, le mâle peut détourner son action vers un autre insecte, mâle ou femelle, se posant ou passant à proximité.

Il arrive enfin qu'une femelle paraisse excitée par un mâle en état I, tourne autour de lui, le frappe par derrière, mais sans déclencher l'état II et la séquence correspondante. C'est la femelle, dans ce cas, qui paraît ne pas offrir au mâle le signal nécessaire?

6° Dernière séquence, état III du mâle, assaut, accouplement.

Lorsque la femelle est arrivée très près du mâle, elle marque généralement un arrêt. Les têtes des deux insectes sont arrivées à 2 ou 3 mm. l'une de l'autre. Le mâle passe alors dans ce que nous appelons l'état III. Cet état, qui dénote une agitation très vive, est caractérisée par trois actions.

Fig. 22. — Impulsion des ailes vers l'avant dans l'état III. Il s'agit ici d'une femelle en attitude de mâle. Le même mouvement chez le mâle est plus difficile à saisir photographiquement.

— *Vibrations et impulsions des ailes.* Les ailes toujours vibrantes sont de plus animées de larges impulsions vers l'avant, de telle sorte qu'elles balaient un secteur représentant la longueur du corps de l'insecte (fig. 22). Ces pulsions se font à peu près au rythme de 2 par seconde. Elles provoquent un courant d'air intense vers la femelle; on peut voir en effet à chaque impulsion vers l'avant les ailes de la femelle légèrement repoussées.

— *Rotations de la tête.* La tête du mâle est agitée de rotations rapide et spasmodiques autour du cou, comme cela se produit dans les phénomènes d'agressivité.

— *Progression vers l'avant.* En même temps le mâle se déplace très lentement vers la femelle par mouvements à peine perceptibles des pattes. La femelle est animée du même type de progression.

— *Assaut.* A cet état III du mâle, fait invariablement suite l'assaut. Le mâle saute par dessus la tête de la femelle, et une fois sur le thorax se retourne et prend la position favorable à l'accouplement (fig. 7).

— *Accouplement.* Si la femelle est réceptive, le mâle saisit l'armure génitale avec son forceps, et l'accouplement est réalisé très rapidement, en 2 à 3 secondes. Si la femelle n'est pas réceptive, elle maintient son abdomen vers le bas; le mâle ne peut saisir l'armure génitale; la lutte est alors généralement brève, le couple tombe et se sépare.

Il nous faut noter ici une réaction très fugitive de la femelle qui a probablement une grande importance dans la réussite de l'accouplement, et sur laquelle nous reviendrons après l'étude des comportements aberrants qui nous ont apporté quelques lumières à ce sujet. Cette réaction difficile à voir, et qu'un enregistrement cinématographique permettrait de mieux détailler, est la suivante : au moment où le mâle saute par-dessus la femelle, celle-ci relève très brièvement l'abdomen vers le haut, pour le rabaisser lorsque le mâle effectue son retournement. Nous trouverons peut-être l'explication de ce phénomène lorsque nous examinerons l'action sur la femelle de certains excitants chimiques. Le résultat doit en être une légère extension de l'armure génitale qui faciliterait ensuite sa préhension par le forceps du mâle.

L'accouplement lui-même ne nous intéresse que peu dans cette étude. Il nous suffit de noter qu'il dure de 2 à 3 heures, et que le couple pendant ce temps reste immobile. La position des insectes est indiquée dans la figure 7.

Chapitre III

COMPORTEMENTS ABERRANTS

Nous pensons nécessaire de consacrer un chapitre spécial à ce que nous appelons les comportements aberrants. Nous groupons sous cette dénomination toutes les réactions de l'insecte mâle ou femelle sortant des schémas habituels, et apparaissant sous l'action d'un signal de forte intensité relative non suivi de la réalisation de l'acte consommatoire normal.

Cette définition un peu abstraite sera éclairée par un exemple que nous détaillerons plus loin, mais dont nous donnons ici l'essentiel; comme nous l'avons vu, des femelles mûres et vierges sont sensibilisées (motivation) à l'odeur du mâle et entrent dans la séquence des actes conduisant à l'accouplement; si ces femelles sont arrêtées dans leur progression vers la source d'odeur, par un grillage par exemple, la séquence suivante ne peut se produire, l'impulsion ne peut trouver sa décharge à travers son propre acte consommatoire; on assiste alors à des réactions très caractéristiques dont certaines peuvent être rapportées très exactement aux « actions de substitution » (« *displacement activities* » de TINBERGEN), mais dont d'autres revêtent un caractère extrêmement particulier; ces dernières peuvent être soit l'exagération, ou la fixation, dans un temps plus ou moins prolongé, d'un acte normalement très bref (parce qu'il y a prolongation de la durée du signal), soit l'apparition d'actes apparemment très anormaux.

Nous pensons rejoindre, dans cette définition des comportements aberrants, ce que CRANE (1957) appelle « *irrelevant actions* » ou « *irrelevant behavior* », dont les actions de substitution ne constituent qu'un cas particulier.

De tels comportements aberrants nous sont apparus tout d'abord sous l'action d'excitants chimiques dont nous examinions le pouvoir attractif particulier pour les mâles de *C. capitata*; dans ce cas, les réactions étaient très marquées, ce qui nous a permis de les mettre en évidence, puis de les retrouver dans d'autres circonstances où elles pouvaient être moins marquées ou plus fugitives. Leur étude apporte des éléments importants pour l'interprétation du comportement de l'Insecte.

Dans tous les cas, les réactions que nous avons obtenues étaient déclenchées chez des insectes fortement motivés c'est-à-dire sexuellement mûrs et vierges dans le cas des femelles, ou simplement sexuellement mûrs dans le cas des mâles; c'est pourquoi dans notre définition des comportements aberrants nous avons indiqué qu'il s'agissait de signaux de forte intensité « relative» , ce qui correspond à une règle générale mise plus particulièrement en évidence par les travaux de l'école objectiviste.

A. Action de déclencheurs chimiques

1° LES PRODUITS ACTIFS.

Nous avons vu au chapitre I comment ont été découverts des attractifs très puissants agissant, d'après les auteurs, sur les mâles exclusivement, et les problèmes d'interprétation qui se posaient à ce propos. Nous avons repris l'examen de ces produits pour examiner leur action sur les mâles, puis sur les femelles, dans différentes conditions de maturité et d'état sexuel.

L'essence de citronnelle donne des réactions caractéristiques, mais toutefois moins marquées qu'avec les autres produits. Elle induit surtout très nettement une excitation sexuelle intense chez des mâles mûrs (1). Nous ne l'avons pas utilisée systématiquement.

L'essence de graine ou de racine d'angélique provoque des réactions beaucoup plus intenses. Il nous était facile de nous en procurer auprès des parfumeries de Grasse (qui en sont à peu près les seules productrices mondiales). Nous avons donc effectué nos tests avec cette essence, soit pure, soit portée par un support en assurant une évaporation plus lente (un bon support peut d'ailleurs être constitué par un détergent concentré comme le Teepol).

Les produits de synthèse découverts tout récemment montrent le même pouvoir attractif : ce sont, comme nous l'avons indiqué au début de cette étude, des esters de l'acide 6-methyl-3 cyclohexane-1 carboxylique. Nous les avons testés à titre de comparaison, et ils ont provoqué chez *C. capitata* mâle ou femelle exactement les mêmes types de réactions que ceux décrits ci-après.

Enfin parmi les produits chimiques actifs il faut évidemment faire une part spéciale à l'odeur sexuelle du mâle dont nous verrons l'action sur les femelles, et que nous rapprocherons des actions précédentes.

2° Action de l'essence d'angélique.

a) *Sur les mâles.*

L'action attractive de l'essence d'angélique sur les mâles de *C. capitata* a été mise en évidence par les chercheurs américains (Steiner, 1957) dans un but essentiellement pratique, et sans que, à notre connaissance, ses modalités aient été étudiées en détail. Steiner signale seulement que des « *mâles sexuellement immatures âgés de deux jours sont fortement attirés* » mais nous verrons que cette affirmation est insuffisamment précise, basée probablement sur le fait couramment admis d'un délai de 3 jours à 25 °C pour l'apparition de la maturité chez le mâle.

Pouvoir attractif.

Nous avons testé le pouvoir attractif de l'essence d'angélique dans des cages contenant soit des mâles seuls, soit des mâles et des femelles.

Le piège était très simple, utilisant le fait que les mâles attirés ne s'envolent plus (au moins pendant un certain temps). Une boîte de Petri était suspendue dans une cage; dans le fond de la boîte nous placions une rondelle de papier filtre sur laquelle nous déposions une goutte d'essence d'angélique (préparation commerciale); un tissu léger (gaze) était tendu par un cercle de matière plastique de façon à fermer la boîte de Pétri (fig. 23).

(1) Comme sous l'action de l'essence d'orange, constatée au cours de l'étude du comportement de ponte.

Les comptages consistaient à noter une fois par jour, toujours à la même heure, le nombre de mâles venant se poser sur le tissu, ceci chaque minute pendant 10 minutes. De ces comptages nous n'avons finalement retenu que le nombre de mâles présents sur le piège à la 10e minute, ce qui donne un chiffre assez caractéristique. Le piège était nettoyé chaque jour, et rechargé en essence d'angélique sur un papier filtre neuf pour chaque essai.

Les résultats sont indiqués dans le tableau VII et illustrés par le graphique de la figure 24. Une première remarque importante doit être faite : c'est que les captures au piège ne constituent qu'un indice du

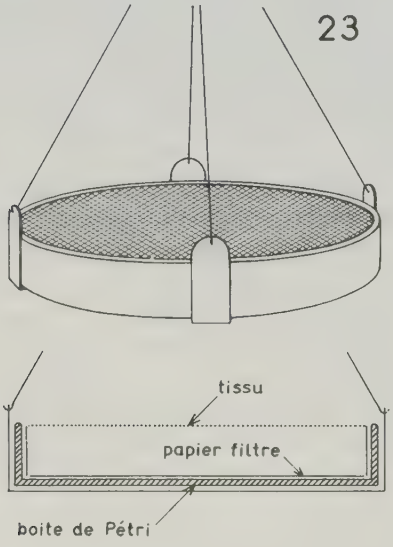


Fig. 23. — Dispositif utilisé pour tester l'action d'attractif.

pouvoir attractif; en effet de très nombreux mâles ne viennent pas se poser sur le piège, mais se poser au sol de la cage sous le piège; dans la période du maximum d'attraction, pour une centaine de mâles fixés sur le piège, la presque totalité des autres mâles se trouvait au sol sous le piège, (nous reviendrons sur ce phénomène plus loin). Notons aussi que le pondoir n'a été mis en place que le quatrième jour, ce qui explique le grand nombre d'œufs recueillis dès le début. Enfin quelques femelles peuvent être attirées par le piège le troisième jour; nous ne les avons pas notées, et revenons plus loin sur ce phénomène.

De ces résultats nous tirons quelques enseignements :

— L'essence d'angélique commence à être attractive pour les mâles dès que ceux-ci commencent à montrer des signes extérieurs de maturité sexuelle (rut ou état I) c'est-à-dire des mâles âgés de plus

de 24 heures dans nos élevages. Par contre des mâles immatures ne sont absolument pas attirés (nous verrons au chapitre IV qu'il faut distinguer une maturité sexuelle de comportement et une maturité sexuelle de reproduction).

— La courbe de capture des mâles dans une population mixte est absolument caractéristique. Nous l'avons retrouvée dans d'autres comptages non rapportés ici. Nous y voyons un maximum très net de captures au quatrième ou cinquième jour, suivi d'une chute considérable, les captures se maintenant par la suite à un niveau très bas,

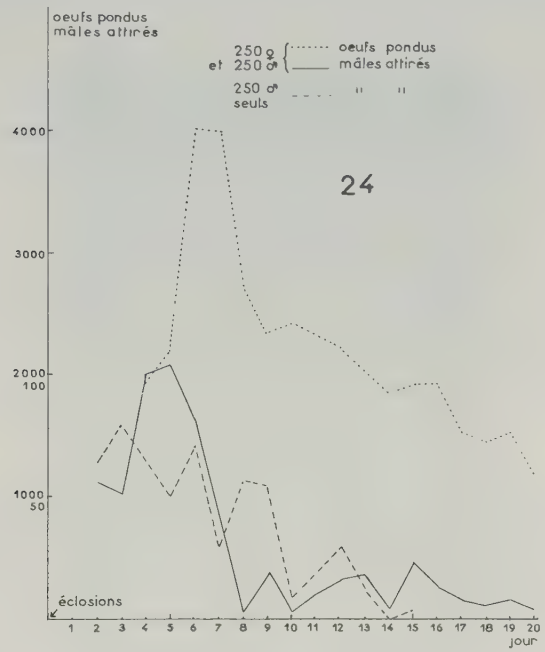


FIG. 24. — Captures de mâles, seuls ou en présence de femelles, à l'essence d'angélique (nombre de mâles venus au piège en 10 minutes).

bien qu'un très grand nombre de mâles montrent les signes extérieurs de l'activité sexuelle. Le pouvoir attractif de l'essence d'angélique n'est donc marqué de façon impérative que pendant un temps très limité de la vie du mâle, probablement au moment où il arrive à maturité sexuelle (l'allure maximale de la courbe serait due aux variations individuelles de maturation). Il devient moins net par la suite, tant que la population est en activité sexuelle.

Comportement particulier des mâles.

Le phénomène qui frappe en premier lieu est ce pouvoir attractif considérable de l'essence d'angélique, compte tenu des restrictions

que nous avons apportées. Dans la population homogène d'une cage au cinquième jour, la totalité des mâles viennent au piège en moins de 10 minutes, quel que soit son emplacement dans la cage. Il est cependant remarquable de noter que la plus grande partie des mâles viennent se réunir au sol de la cage sous le piège. Ceci est probablement dû à la conjoncture de deux phénomènes :

— D'une part, la trop forte concentration d'essence d'angélique devient répulsive. Il y a là une loi classique en matière de chimiotactisme, à savoir que tout attractif devient répulsif à forte concentration (Dethier, 1947). Howlett (1912) le constatait dans l'action de l'essence

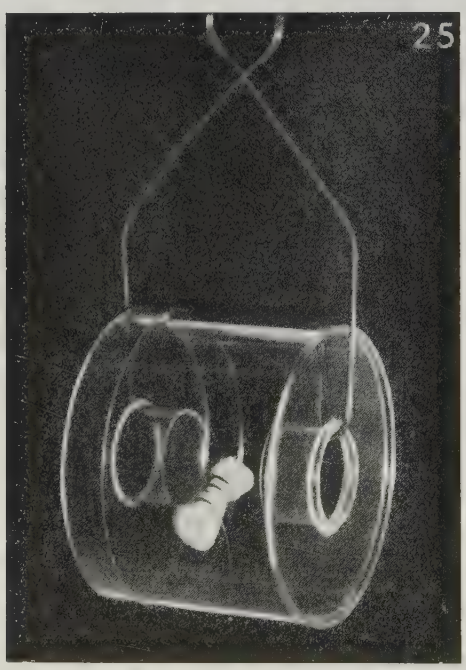


Fig. 25. — Piège utilisé pour la capture des mâles dans la nature (modèle Protection des végétaux). Une goutte d'attractif (essence d'angélique ou produit de synthèse) est déposée sur le coton.

de citronnelle sur *Dacus* sp. Il semble que Steiner (1957) ignore cette loi puisqu'il suppose que ce phénomène serait dû à l'existence d'un répulsif dans l'essence d'angélique, ce qui paraît paradoxal. Dans nos essais, nous constatons toujours que, au début, les mâles restent en cercle autour du point de dépôt de la goutte d'essence d'angélique. Dans un piège de capture utilisé en pratique (fig. 25), les mâles restent d'abord longtemps à l'entrée du piège sans pénétrer.

— D'autre part les vapeurs d'essence d'angélique paraissent être particulièrement lourdes, et, débordant du récipient, tomber à la verticale. Ceci apparaît de façon amusante si l'on utilise un piège de capture à deux ouvertures. Si le piège est légèrement incliné, le rassemblement des mâles se fait au droit d'une seule ouverture. Si nous inclinons le piège dans l'autre sens, la masse des mâles se transporte en dessous de l'autre ouverture. Il serait évidemment fort intéressant d'étudier, à partir d'un tel phénomène les réactions chimiotactiques du mâle, en fonction notamment de l'éloignement de la source. L'étude des chimiotactismes fait plus souvent appel aux gradients qu'à l'action de signaux orientés (les courants d'air des olfactomètres sont sujets à bien des critiques). Ici le déplacement naturel des molécules odorantes vers le bas pourrait être utilisé au point de vue expérimental.

Ces mâles qui se trouvent rassemblés à quelque distance de la source d'essence d'angélique font preuve d'une agitation extraordinairement intense. Il est difficile de partager, dans cette agitation, ce qui relève des actes d'agressivité et ce qui relève d'une motivation sexuelle portée au plus haut degré. Cette dernière cependant est très évidente :

— Les mâles ont une tendance forcée aux interactions positives, se traduisant par des assauts désordonnés les uns envers les autres, aboutissant ainsi à la formation d'agrégats, ou de « pelotes » pouvant grouper plusieurs dizaines de mâles. Après retrait du piège, cette agitation et ces rassemblements durent encore de 5 à 10 minutes;

FIG. 26. — Chaîne de mâles accrochés au plafond de la cage, cherchant à s'accoupler sous l'action d'un excitant chimique. Il n'y a ici que 3 mâles; on en voit parfois jusqu'à 10 en une seule chaîne.

— Sous l'influence d'une concentration moindre d'essence d'angélique, les mâles se livrent alors à des essais de copulation entre eux, avec la formation de curieuses chaînes de mâles pouvant comporter jusqu'à 10 individus accrochés les uns aux autres (fig. 26). Cependant on ne constate pas de mâles en état I.

Par contre, les mâles qui sont arrivés au piège, sur le tissu dans notre dispositif expérimental, ou à l'entrée des pièges de capture, se comportent très différemment. Sous l'action de l'essence d'angélique à très forte concentration, ils s'immobilisent, comme hypnotisés, en léthargie, le plus souvent le corps complètement à plat sur le substrat. Les seuls mouvements qu'ils manifestent encore sont parfois des mouvements rapides de toilette des pattes antérieures, et plus particulièrement de toilette de toute la tête avec les pattes antérieures, ce que nous n'avons pas noté dans le comportement normal de la mouche. Howlett note les mêmes réactions chez les mâles de *Dacus* sp. sous l'action de l'essence de citronnelle.

b) *Sur les femelles.*

Dans une cage contenant une population mêlée de mâles et de femelles de *C. capitata*, un piège à l'essence d'angélique ne capture que des mâles dans les conditions que nous avons vues, (exceptionnellement quelques femelles aux troisième jour; ce qui suit permettra de le comprendre).

Ayant eu l'idée de tester de la même façon l'action de l'essence d'angélique sur des femelles vierges, nous avons assisté à des phénomènes extrêmement curieux, et tout à fait inhabituels, nous semble-t-il, en matière de comportement sexuel des insectes, comme nous l'avons déjà souligné (Féron, 1960).

Comportement particulier.

Si nous introduisons, dans une cage contenant des femelles vierges et âgées de plusieurs jours, ayant pu pondre des œufs stériles, le même piège que celui utilisé chez les mâles, nous voyons très rapidement quelques femelles venir se poser sur ce dispositif. Elles présentent alors aussitôt une série d'attitudes et de réactions que nous sommes obligés de décrire exactement comme nous avons décrit les attitudes et réactions, ou les états, du mâle sexuellement excité :

— *Etat I de la femelle.* La femelle proche de la source d'essence d'angélique prend aussitôt une attitude que nous pouvons tout à fait comparer à l'état I du mâle (fig. 27 et 28). La femelle est dressée sur ses pattes de façon très anormale (bien que moins dressée que le mâle en état I), et son adbomen a son extrémité relevée vers le haut « en pointe de sabot » l'oviscapte sortant très légèrement de sa gaine. Ses ailes sont écartées et tordues en hélice comme chez le mâle.

— *Etat II de la famelle.* Si une autre femelle passe à proximité de la femelle en état I, celle-ci se met aussitôt en un état II que nous pouvons également comparer à l'*état II du mâle* (fig. 27 et 28). Toujours dressée sur ses pattes elle s'oriente face à l'autre mouche, et déclenche une vibration d'ailes très rapide comme le fait le mâle. Cependant elle

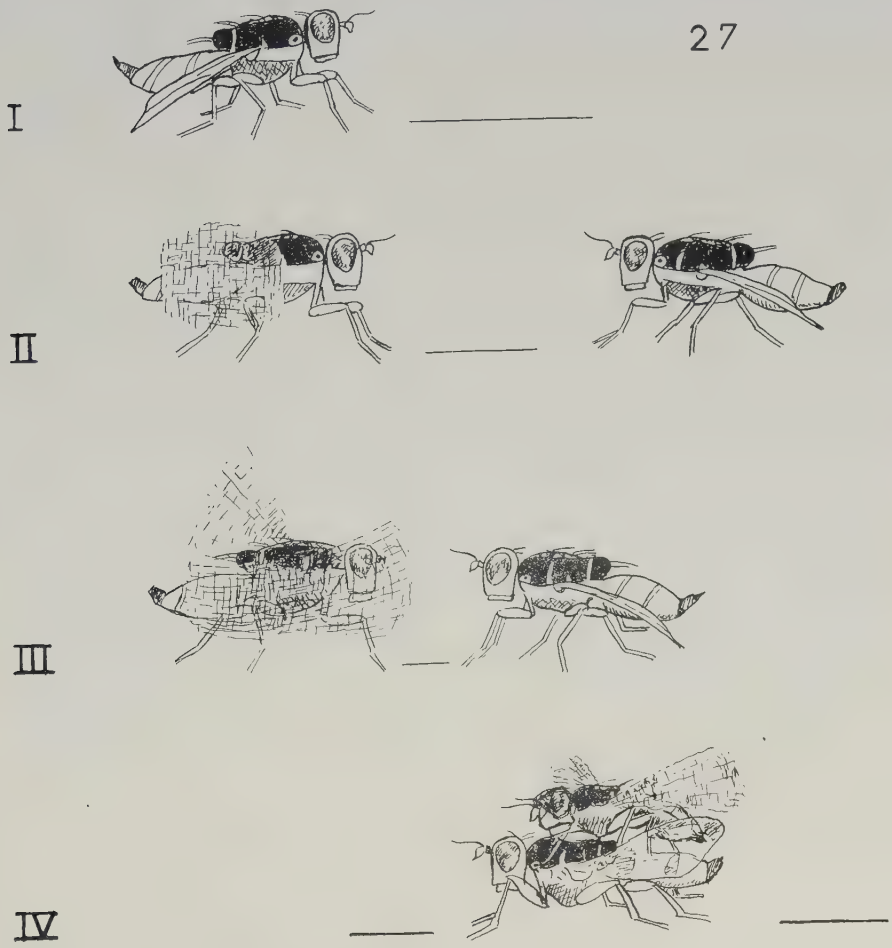


FIG. 27. — Comportement mâle de femelles sous l'action d'un excitant chimique. (Comparer aux figures 7 et 8).

ne rabaisse pas l'extrémité de l'abdomen vers le bas et le garde généralement relevé. Comme le mâle toujours, le femelle en état II est très sensible à tout mouvement rapide à proximité, qui la fait pivoter vivement sur elle-même. Cet état II peut se déclencher « à vide », sans passage d'autre insecte, simplement sous l'action, apparemment, de l'impulsion

interne très violente; dans une cage de femelles vierges, sous l'action de l'essence d'angélique, les vibrations d'ailes produisent un son aigu assez intense, parfaitement audible. Enfin la vibration des ailes paraît ne pas se faire aussi aisément que chez le mâle, et il apparaît parfois une certaine incoordination des mouvements des deux ailes.

Nous avons aussi pu constater que le Sec-butyl 6-methyl 3-cyclohexane-1-carboxylate déclenchait dans une cage de femelles vierges et mûres une excitation générale se traduisant par le passage à vide de très nombreuses femelles à l'état II. Les femelles avaient alors tendance à se grouper en différents points de la cage, de la même façon que se groupent les mâles de *Dacus oleae* par exemple lorsqu'ils émettent leur appel sonore. Ceci montrerait que l'appel sonore peut jouer un

Fig. 28. — Attitudes de femelles : 1, en repos; 2 et 3, état I; 4 et 5, en état II (remarquer les positions extrêmes des ailes).

rôle dans le comportement sexuel de *C. capitata* et que, dans la séquence normale, il contribue peut-être à l'approche du mâle en état II par la femelle.

Etat III de la femelle. Devant une autre mouche qui s'approche, nous trouvons encore un comportement tout à fait comparable à *l'état III du mâle*. La femelle, toujours dressée sur ses pattes, l'abdomen toujours relevé, amplifie ses vibrations d'ailes par grandes impulsions vers l'avant, accompagnées de rotations vives de la tête, exactement comme le fait le mâle.

Enfin nous avons très souvent assisté à l'*assaut* de la femelle sur

sa partenaire, avec retournement sur le thorax. Les choses ne vont pas plus loin évidemment, mais nous avons pu voir une femelle rester en vibrant des ailes jusqu'à 15 secondes sur le dos de sa partenaire.

Conditions d'apparition.

Dans une cage contenant 250 femelles isolées dès l'éclosion, nous avons effectué le même test qu'avec les mâles, avec exposition du

FIG. 29. — *a*) Une femelle frustrée de l'accouplement par une rivale effectue brusquement une piqûre de ponte à côté du couple. C'est une action de substitution typique.

b) Femelles sous l'influence d'excitants chimiques : l'une d'elles ventile (à droite); l'autre effectue une piqûre de ponte (action de substitution).

piège à l'essence d'angélique, et comptage des femelles présentes après 10 minutes. Le résultat a été le suivant :

Jour	0 (éclosion)	1	2	3	4	5	6	7
Femelles attirées	0	0	0	2	12	9	6	11

Les femelles attirées présentaient toutes les réactions indiquées précédemment. Des contre-épreuves ont été faites avec le même dispositif lavé et sans essence d'angélique; les visites de femelles allaient de

0 à 2 en 10 minutes, avec un comportement tout à fait normal. L'essence d'angélique montre donc un pouvoir attractif certain pour des femelles vierges, beaucoup moins marqué que celui exercé sur les mâles, mais tout à fait du même ordre que celui exercé par l'odeur de mâles en rut. Le début de l'attraction au troisième jour coïncide avec le début d'apparition de la maturité sexuelle de comportement, comme nous l'avons déjà constaté.

Une autre méthode de test que nous avons employée consiste à mettre dans le fond d'une boîte de Pétri un disque de papier filtre portant une goutte d'essence d'angélique, et à placer cette boîte de Pétri à l'envers sur le plafond grillagé d'une cage contenant des femelles vierges. Dans ce cas on note les phénomènes suivants :

- Pendant les 2 premiers jours de vie des femelles il y a action répulsive de l'essence d'angélique. Les femelles se trouvant sous la boîte de Pétri s'enfuient. Aucune femelle ne vient malgré l'activité de vol dans la cage.
- A partir du troisième jour de vie des femelles, celles-ci montrent deux types de réaction :

  1° Les femelles situées sur le grillage exactement sous la boîte de Pétri prennent aussitôt l'attitude I (et sa suite, l'état II); et ne bougent pas tant que la boîte de Pétri est en place. Les femelles situées à proximité, mais non sous la boîte de Pétri, prennent aussi l'attitude I et ne bougent pas.

  2° Sur tout objet suspendu dans la cage, à 20 cm par exemple en-dessous de la boîte de Pétri, les femelles viennent en grand nombre, très excitées, présentant les états I, II et III. Si la boîte de Pétri est déplacée, les femelles changent de place et viennent de nouveau se rassembler sous la boîte de Pétri.

Nous avons testé le même dispositif sur des femelles fécondées, isolées après accouplement. Nous avons constaté une action très généralement répulsive, sauf quelques cas d'action positive constatés 2 jours après l'accouplement (par exemple pour 101 femelles fécondées, 7 femelles ont répondu positivement 48 heures après l'accouplement, les autres tests ayant été négatifs).

Notons encore qu'à plusieurs reprises nous avons vu, en utilisant le dispositif piège, une femelle quitter le piège et se rendre sur la paroi de la cage où elle a présenté les états caractéristiques d'excitation sexuelle devant une autre femelle.

Notons enfin une réaction des femelles sur laquelle nous reviendrons et qui nous est apparue ici. Une femelle posée sur le tissu du piège présente l'état I ou II. Il arrive que sans transition elle se mette à piquer de son oviscapte le tissu comme pour pondre, mais sans déposer aucun œuf (fig. 29 *b*). Il arrive aussi que tout en vibrant des ailes (état II) elle sorte son oviscapte pour piquer le tissu. Nous verrons

plus loin, par d'autres exemples plus nets encore, que le réflexe de piqûre de ponte apparaît très exactement comme une action de substitution, suivant le schéma classique : un influx nerveux intense dirigé dans le sens du comportement sexuel ne trouvant pas sa décharge normale, la décharge se fait alors dans une direction tout à fait différente, ici le réflexe de piqûre pour la ponte.

3° Odeur sexuelle mâle.

Nous avons montré que l'odeur sexuelle des mâles en état I est attractive pour des femelles vierges et mûres. Il nous faut indiquer ici quelques réactions particulières des femelles attirées.

Nous avons noté que les femelles attirées par exemple sur l'ouverture grillagée contenant des mâles en état I étaient très excitées. Or nous avons retrouvé dans cette agitation les mêmes réactions que celles décrites sous l'action de l'essence d'angélique. Ces réactions étaient généralement plus brèves, l'agitation étant prédominante (comparer à l'action de l'essence d'angélique à plus ou moins forte concentration sur des mâles). Mais nous avons souvent observé des femelles en état I, II ou III avec tentatives d'assaut.

De même des femelles excitées par passage près de l'odeur mâle, pouvaient ensuite dans une autre partie de la cage présenter les états caractéristiques. Nous avons aussi obtenu les mêmes réactions de femelles sur les tampons de coton imprégnés de l'odeur mâle.

Enfin nous avons vu également des femelles sous l'influence de l'odeur mâle présenter de façon brève le réflexe de piqûre de ponte à travers le grillage de la cage des mâles, comme sous l'action de l'essence d'angélique.

Les réactions des femelles à l'odeur sexuelle mâle sont donc fondamentalement les mêmes que les réactions à l'essence d'angélique. Elles sont encore les mêmes aux produits de synthèse découverts comme succédanés de l'essence d'angélique dans leur action sur les mâles.

B. Action de déclencheurs physiques

Nous avons vu que les manifestations de l'excitation sexuelle du mâle peuvent être favorisées par certaines conditions externes, notamment une forte intensité lumineuse et une certaine qualité optique du support, la couleur jaune paraissant constituer un évocateur assez puissant.

Connaissant les réactions particulières de la femelle vierge et mûre sous l'action de signaux chimiques, nous avons relevé quelques observations analogues en présence de signaux physiques.

1° Rayonnement.

Sous l'action d'un rayonnement solaire direct dans une cage, nous avons pu observer chez des femelles vierges se trouvant exposées

au soleil une agitation marquée avec manifestation, souvent brève, des états II et III (l'état I n'apparaît pas nettement, et de toutes façons ne dure pas).

2° Couleur du support.

Nous avons utilisé des sphères colorées suspendues dans des cages contenant des femelles. Nous reprendrons ces expériences lorsque nous étudierons le comportement de ponte, et nous verrons à ce moment quelles difficultés nous rencontrons concernant l'interprétation des résultats.

Ce qui nous intéresse ici c'est que, pour une série d'observations faites sur une population homogène de mouches, nous avons obtenu de la part des femelles une réaction positive intense de visites à la couleur rouge, comparée au jaune et au vert. Cette réaction au rouge était constatée aussi bien chez des femelles vierges que chez des femelles fécondées, ayant pondu ou non. Il est également intéressant de noter que au-delà de 10 minutes de présence de la sphère rouge, le nombre de mouches se trouvant sur la sphère diminue très rapidement.

Dans une cage contenant des femelles vierges et mûres, fortement éclairée (tubes fluorescents et lumière du jour), l'introduction d'une sphère rouge déclenche aussitôt une vive agitation, et un rassemblement des mouches qui après quelques secondes couvrent la sphère (de diamètre 6 cm). Ces femelles font preuve d'une grande excitation, et de nombreuses femelles peuvent être vues dans les états II et III précédemment décrits, allant jusqu'à l'assaut les unes sur les autres. L'état I vu sous l'action de produits chimiques n'est pas constaté ici.

Nous constatons donc que la qualité optique du support peut encore jouer le rôle de déclencheur de l'agitation sexuelle, avec ses manifestations aberrantes chez les femelles vierges et mûres. Dans le cas de nos essais, c'était le rouge qui était actif, et non le jaune ou le vert.

C. Interactions de mâles et de femelles

Nous savons maintenant que des mâles ou femelles de *C. capitata* arrivés à maturité sexuelle sont fortement motivés et peuvent répondre à différents signaux plus ou moins artificiels par des manifestations très caractéristiques. Il nous a paru intéressant d'examiner les réactions entre eux d'insectes se trouvant dans des conditions anormales, soit par différences de maturités, soit par maturités acquises dans l'isolement.

1° Mâles murs. — Femelles immatures.

Dans une cage contenant 150 mâles mûrs, dont la plupart sont en rut, nous ouvrons une boîte contenant 150 femelles écloses depuis la veille. Les femelles s'envolent pour se poser sur les parois de la cage.

Les mâles manifestent une certaine agitation et réagissent devant les femelles comme devant tout insecte, par passage de l'état I à l'état II. Les femelles restent indifférentes. Souvent les mâles se livrent à l'assaut sur des femelles mais généralement les insectes tombent au sol et se séparent. Quelques accouplements arrivent cependant à se faire; nous avons noté 4 accouplements après 50 minutes. Les accouplements semblent se faire difficilement; le mâle qui a introduit son pénis tire pendant longtemps l'armure génitale de la femelle avec effort apparent. Enfin la femelle accouplée se déplace beaucoup en marchant, alors qu'un couple reste habituellement immobile.

L'introduction dans la cage d'un pondoir attire beaucoup de mâles, qui y font preuve d'une grande excitation; les femelles y vont peu, et n'y restent pas; elles vont par contre beaucoup s'alimenter sur les rondelles de banane suspendues.

2° Mâles immatures. — Femelles mures et vierges.

Dans une cage contenant 150 femelles mûres et vierges, nous ouvrons une boîte contenant 150 mâles éclos depuis la veille. Les mâles se dispersent dans la cage. Il se déclenche aussitôt une très vive agitation, intense pendant les 10 premières minutes, et qui se maintient pendant plus de 30 minutes. Nous avons noté, à plusieurs reprises, les réactions curieuses suivantes :

— Une femelle excitée se met en état II devant un autre insecte, mâle ou femelle.

— Un mâle mis brusquement en face d'une femelle se livre sans signes préalables à l'assaut sur la femelle; il saute sur le dos de la femelle avec vibration des ailes, comme dans l'assaut normal; dans cette position, souvent il tourne sur lui-même sans plus; parfois il abaisse l'abdomen comme pour réaliser l'accouplement, mais cet acte se fait sans orientation, aussi bien du côté de la tête de la femelle que de son abdomen, comme nous verrons que cela se produit lors d'essais d'accouplements entre mâles; nous avons d'ailleurs ici aussi constaté dans cette agitation quelques essais d'accouplements entre mâles.

Une très grande agitation des insectes peut donc permettre chez le mâle immature la manifestation d'un comportement sexuel limité à la dernière séquence (assaut sur la femelle) mais l'acte reste incomplet, le mâle ne « sachant » pas s'orienter et saisir les parties génitales femelles. Peut-être ce dernier acte est-il rendu impossible par l'absence de l'émission odorante du mâle, laquelle paraît induire la femelle à présenter de façon favorable ses parties génitales.

Un pondoir suspendu dans la cage reçoit de nombreuses visites de femelles qui pondent des œufs stériles. Les mâles y vont peu, en sont chassés par les femelles, et vont surtout s'alimenter sur les rondelles de banane.

Les premiers accouplements ne sont notés que le lendemain, lorsque les mâles commencent à être mûrs (apparition de l'état I).

3° Mâles murs. — Femelles mures et vierges.

Si nous réunissons dans une cage des mâles en état d'excitation sexuelle et des femelles mûres et vierges, nous pouvons nous attendre à des réactions assez particulières. Il nous faut cependant signaler tout de suite que le comportement général est un peu différent suivant que nous introduisons des mâles dans une cage de femelles, ou l'inverse.

Nous capturons 150 mâles que nous enfermons dans une boîte en matière plastique; leur agitation sexuelle est particulièrement intense, et ils s'agglomèrent les uns aux autres par pelotes (comme sous l'action des excitants chimiques). La boîte étant ouverte dans une cage de femelles, les mâles restent plusieurs minutes agglomérés et agités, puis progressivement ils se dispersent vers les parois de la cage où ils ne manifestent plus l'état de rut. Ils se font alors attaquer très vivement par les femelles et réagissent par la fuite. Dans une telle cage contenant 150 femelles et 150 mâles, les premiers accouplements ont été constatés après 30 minutes, et leur nombre n'a augmenté que lentement.

Dans une cage de 150 mâles en rut, où nous introduisons 150 femelles mûres et vierges, la réaction est beaucoup plus rapide. Les premiers accouplements se font dès la première minute; à 30 minutes nous en comptons 25, et après 2 heures, 71. Les accouplements se font après une parade extrêmement rapide, où la séquence d'approche de la femelle et le comportement appétitif du mâle sont réduits au minimum, parfois même supprimés.

Des réactions aberrantes assez nombreuses peuvent être notées :

— Les femelles attaquent souvent les mâles par derrière;

— Une femelle attaque un mâle qui ne répond pas, c'est la femelle qui fait assaut sur le dos du mâle;

— Un mâle en état I est attaqué à la fois par plusieurs femelles, avec finalement chute générale;

— Un mâle attaqué par une femelle avec agressivité répond à un autre mâle se trouvant à côté de la femelle, et sur lequel il fait assaut;

— Une femelle attaque un mâle, qui fait assaut sur la femelle, mais celle-ci n'accepte pas l'accouplement. Il est possible que la femelle montre une excitation sexuelle de comportement sans être réceptive. Nous avons vu que des femelles fécondées pouvaient répondre parfois à l'odeur mâle; elles ne sont pas forcément pour cela réceptives; Browne (1957) signale le même phénomène chez *Strumeta tryoni* dans sa réponse à l'appel sonore du mâle;

— Des femelles agitées présentent entre elles les états II et III jusqu'à l'assaut;

— Le réflexe de piqûre de ponte apparaît ici de façon tout à fait typique comme action de substitution : 2 femelles arrivent en même temps en face d'un mâle en état I; le mâle fait assaut sur une des femelles et l'accouplement se réalise aussitôt; l'autre femelle très agitée monte sur le couple, tourne autour, remonte à nouveau, redescend; puis brusquement elle s'arrête à côté du couple, et se met à essayer de piquer à travers le grillage sur lequel se trouvent les insectes (fig. 29 *a*).

4° Mâles entre eux.

Les mâles mûrs et en état d'excitation sexuelle présentent entre eux, en élevage, des réactions qui méritent d'être notées. Ces réactions sont aussi faciles à observer dans une cage contenant uniquement des mâles que dans une cage contenant des mâles et des femelles, lorsque ces dernières ont été pour la plupart fécondées et ne répondent plus à l'appel du mâle.

Les essais d'accouplements entre mâles sont extrêmement fréquents. Nous avons déjà noté que le mâle en état I répond par passage à l'état II, à l'approche, indifféremment, d'une femelle ou d'un mâle. Le mâle approchant répond souvent à l'appel et se dirige vers le mâle II qui passe en état III et se livre à l'assaut. Il est alors important de noter que le mâle faisant assaut cherche ensuite à s'accoupler mais que souvent il prend une mauvaise orientation sur l'autre mâle, et cherche à saisir des parties génitales inexistantes aussi bien du côté de la tête que du côté de l'abdomen. Nous reviendrons sur le signification de ce comportement aberrant dans le chapitre suivant.

Il nous apparaît important de noter que lors des essais d'accouplements entre mâles, il y a très généralement un mâle dominant, c'est-à-dire présentant le comportement mâle typique, par rapport à l'autre mâle qui prend une attitude « soumise » ou « consentante » assez comparable à celle que prend la femelle réceptive. Nous n'avons jamais constaté, par exemple, que deux mâles puissent se trouver réciproquement en état II, se ventilant l'un l'autre; le mâle ne ventilant pas se tient plus ou moins aplati sur le substrat comme le fait une femelle; ou encore, comme nous l'avons signalé plus haut, il cherche à s'introduire sous la tête du mâle II, ce qui permet de supposer que l'ampoule anale exerce sur lui une attraction particulière; enfin il peut faire preuve d'agressivité envers le mâle II en se dirigeant rapidement vers lui, ce qui provoque rapidement l'assaut du mâle II. Lors des essais d'accouplement, le mâle assailli reste très souvent passif pendant des temps très longs (plusieurs minutes) alors que la mâle assaillant s'efforce activement de réaliser un accouplement impossible.

Les réactions entre mâles peuvent encore prendre un aspect tout à fait particulier qui n'est jamais constaté entre mâle et femelle. Nous décrivons ici un type de séquence que nous avons pu observer assez souvent, à quelques variantes près : un mâle que nous appelons *a* se tient posé en attitude normale, se déplaçant en marchant; à 1 ou 2 cm environ, un mâle *b* se trouve en position complètement aplatie, le corps au ras du substrat, les ailes rabattues en arrière sur le corps; ce mâle est orienté vers *a* et le suit en rampant; lorsque *b* arrive près de *a*, ce dernier se retourne brusquement, s'aplatit en face de *b*, et les deux mâles sont alors placés tête contre tête, plus exactement encore joue contre joue; cette attitude peut durer jusqu'à 10 secondes; après quoi *a* se redresse, et tripote de ses pattes antérieures le dessus de la tête de *b*; puis *a* arrête ce manège et s'éloigne; *b* de nouveau suit *a* en rampant jusqu'à ce que *a* se retourne, etc.; cette séquence peut se reproduire plusieurs fois de suite; nous l'avons suivie une fois pendant 15 minutes. Ce comportement peut être aussi le fait de deux mâles en rut, qui dans ce cas se dirigent l'un vers l'autre pour rester quelques secondes dressés tête contre tête, avant que l'un des mâles s'aplatisse, et que l'autre se mette à lui tripoter le dessus de la tête (fig. 30). Tant que dure la séquence, c'est toujours le même mâle qui est

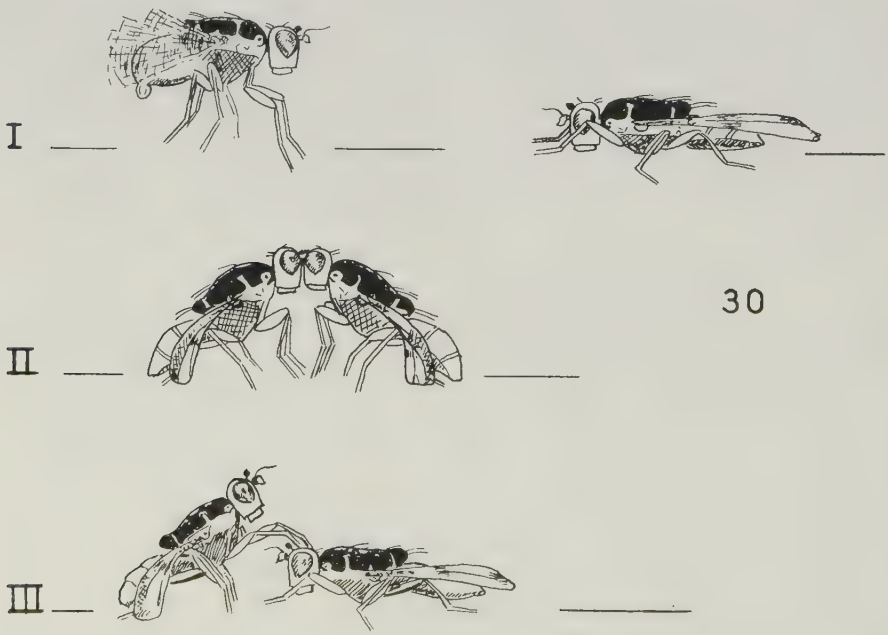


Fig. 30. — Comportement entre mâles : 1, un mâle en état II, l'autre aplati sur le substrat; 2, le deuxième mâle s'est approché, et ils se dressent tête contre tête pendant plusieurs secondes; 3, le deuxième mâle s'aplatit, et le premier reste dressé, tripotant de ses pattes antérieures la tête de l'autre. Le même comportement a pu être constaté entre femelles vierges et mûres.

dominant; d'autre part la séquence aboutit rarement à un assaut avec essai de copulation; enfin les deux mâles pendant tout le temps de cette séquence paraissent indifférents aux autres insectes qui passent à proximité, et même parfois leur montrent de l'agressivité. Nous ne trouvons pas d'explication à ce très curieux phénomène.

Il nous faut enfin noter que les mâles peuvent, dans certaines circonstances, en dehors de l'action de produits chimiques que nous avons déjà signalée, se livrer à des essais de copulation entre eux sans que cela ne soit précédé d'aucun comportement appétitif. Si par exemple, dans une cage contenant des mâles actifs mais ne présentant aucun signe d'excitation sexuelle, nous introduisons un objet suspendu, de préférence de couleur jaune, nous voyons les mâles s'y rendre aussitôt en grand nombre; ces mâles parcourent l'objet avec agitation, et leurs rencontres provoquent très généralement des essais immédiats d'accouplements; les couples ainsi formés augmentent l'excitation générale, et nous assistons alors à la formation de ces chaînes de mâles déjà remarquées. Il y a peut-être là action simultanée d'un effet de groupe (concentration d'insectes agités induisant un surcroit d'agitation), et d'un déclencheur optique (couleur jaune et brillance). Cependant, après quelques minutes, l'objet reçoit moins de visites et l'agitation se calme.

Peut-être faut-il rapporter certains de ces comportements entre mâles à la notion d'*ambivalence* (TINBERGEN, 1952), caractérisant le conflit entre deux comportements très différents (ici parade et attaque) aboutissant à un mélange des deux?

CHAPITRE IV

ESSAI D'INTERPRÉTATION. — DISCUSSION

L'ensemble des faits que nous avons mis en évidence demande à être ordonné; certains d'entre eux permettent des conclusions simples, d'autres sont plus difficiles à comprendre, ou encore insuffisamment précisés, mais méritent d'être intégrés dans un essai d'interprétation générale du comportement sexuel. Nous examinerons donc ici les principaux phénomènes mis en évidence en cherchant à dégager leurs caractères fondamentaux.

A. Maturité sexuelle de comportement

Il est connu que chez les Insectes, l'accouplement peut précéder la maturité des glandes génitales; Wigglesworth (1939) en cite quelques exemples.

Chez *C. capitata* nous retrouvons un phénomène analogue. Nous avons vu que les mâles peuvent féconder les femelles à partir du troisième jour de leur existence, mais peuvent s'accoupler à partir du deuxième jour; de même les femelles commencent à pondre à partir du quatrième ou cinquième jour, mais peuvent accepter l'accouplement plus tôt, difficilement au deuxième jour, plus facilement au troisième ou quatrième jour.

Nous avons vu aussi que les mâles sont attirés dès le deuxième jour par les attractifs chimiques, et les femelles à partir du troisième jour; or des femelles disséquées à ce moment montrent des ovaires incomplètement développés, comme également des femelles attirées par l'odeur sexuelle du mâle.

Nous avons vu enfin que des mâles de 1 jour mis en présence de femelles mûres et vierges pouvaient se livrer sur ces femelles à l'assaut précédant l'accouplement, mais sans que celui-ci puisse se réaliser. Ceci semble indiquer que l'organisation nerveuse nécessaire au comportement sexuel existe de façon très précoce, mais qu'elle ne se manifeste que partiellement sous l'action de déclencheurs très puissants (comme l'attaque de femelles excitées) le premier seuil débloqué étant celui correspondant à l'assaut sur la partenaire.

Il faut donc faire une distinction entre la maturité sexuelle de comportement, qui nous intéresse particulièrement, et la maturité sexuelle de reproduction qui n'est atteinte que lorsque les gonades ont atteint leur développement fonctionnel. La maturité sexuelle de comportement apparaît la première et elle correspond à un déblocage potentiel du processus nerveux correspondant, le mécanisme inné de déclenchement, peut-être sous l'action d'hormones cérébrales dont on sait déjà qu'elles jouent un grand rôle dans le développement des gonades de nombreux insectes, et qui pourraient jouer un rôle analogue sur le système nerveux. Organisation nerveuse du comportement sexuel et gonades apparaissent comme les deux composantes de la sexualité de l'Insecte dont le développement n'est pas lié par une interdépendance, comme chez les Vertébrés (1), mais se fait parallèlement, avec plus ou moins de synchronisme, sous la dépendance d'un mécanisme probablement hormonal venant du complexe cérébral.

(1) Benoit (1954) cite cependant chez les oiseaux des cas de « fiançailles précoces » où le mâle encore impubère cherche la femelle, comportement qui n'a pas encore reçu d'explication.

B. Bipotentialité de comportement mâle et femelle

Nous avons vu au chapitre des comportements aberrants, que sous l'action de déclencheurs odorants (odeur du mâle, essence d'angélique et certains produits chimiques) des femelles arrivées à maturité sexuelle de comportement et vierges présentaient toutes les manifestations du comportement sexuel du mâle, jusqu'à l'assaut sur un partenaire. Les mêmes réactions encore ont pu être constatées sous l'action de facteurs puissants de stimulation tels le rayonnement solaire ou certaine qualité optique du support. Enfin toujours dans le cas de femelles à forte motivation sexuelle, mises en présence de mâles sexuellement inactifs. nous pouvions même assister à des assauts de femelles sur le dos de mâles comme pour un accouplement.

Le comportement de mâles entre eux nous montre par ailleurs que les essais de copulation sont très fréquents, et qu'il y a généralement au préalable attitude dominante d'un des mâles en rut, et attitude « soumise » de l'autre, assez comparable à celle d'une femelle réceptive devant le mâle.

Nous constatons donc de façon très précise la potentialité de comportement mâle chez la femelle de *C. capitata*, à condition qu'elle présente une forte motivation sexuelle, et sous l'action de signaux-déclencheurs puissant. Un comportement femelle chez le mâle peut être également perçu, bien que le phénomène soit nécessairement moins net. *Nous pouvons dire que chez* C. capitata *chaque individu possède une bipotentialité de comportement mâle et femelle, et peut-être plus simplement encore qu'il y a un seul comportement sexuel fondamental de l'Espèce.*

Nous nous trouvons là en présence d'un phénomène très exceptionnellement mis en évidence chez les Insectes, puisque nous n'en trouvons qu'une mention par Crane (1957) qui signale que chez des Lépidoptères *Heliconiidae*, la femelle âgée montre une activité de poursuite tout à fait comparable à celle du mâle; l'auteur suggère alors une analogie avec les phénomènes hormonaux chez les Vertébrés.

La bipotentialité de comportement mâle et femelle est en effet bien connue chez les Vertébrés, où son étude sous l'action des hormones sexuelles a déjà fait l'objet de très nombreux travaux. Les expériences les plus précises ont été effectuées chez les oiseaux, montrant, d'après Benoit (1954) que « *chaque individu possède le double jeu de mécanismes nerveux mâles et femelles des actes de comportement correspondants* », les comportements mâles ou femelles étant exhibés selon la nature de l'hormone injectée; le même auteur cite différents exemples de « *bisexualité alternative* » où des femelles peuvent présenter au cours des séquences normales de la parade un comportement mâle.

Chez les Insectes par contre, il est généralement admis que le sexe est sous la dépendance étroite des facteurs génétiques. Les glandes

sexuelles ne jouent pas le même rôle que chez les Vertébrés; les castrations ne changent pas le comportement sexuel. On voit cité, notamment chez les Diptères (SÉGUY, 1950), des exemples de castration parasitaire produisant l'apparition de caractères sexuels secondaires du sexe opposé; il n'est rien dit sur le comportement. Le déterminisme du comportement sexuel doit être cherché dans le cerveau, comme le montrent les observations d'insectes « mosaïques » où il suffit de la présence, sur un corps de femelle, d'une tête de mâle pour que la manifestation soit celle d'un mâle et réciproquement (observations de WHITING, 1932, ou GROSCH, 1948, sur *Habrobracon* par exemple). Il serait pourtant surprenant que le phénomène que nous avons mis en évidence, vrai pour un insecte, ne le soit pas, primitivement au moins, pour l'ensemble de la Classe; il serait seulement particulièrement difficile à mettre en évidence et très souvent masqué par les modalités très diversifiées et complexes de la reproduction chez les Insectes. Notre chance a été d'avoir entre les mains un matériel particulièrement favorable, peut-être à cause d'un certain caractère primitif de l'espèce étudiée.

C. Facteurs de réussite de l'accouplement

L'étude de tels facteurs est très en vogue sous la forme de l'étude des facteurs d'isolation sexuelle entre les différentes races de Drosophile, et a connu depuis quelques années un développement considérable. Elle a été également développée chez d'autres insectes (STRIDE 1956, 1957).

Nous avons vu que chez *C. capitata* la réponse de la femelle à l'appel odorant du mâle constitue la première séquence de la parade. La femelle ne répond que si elle a atteint sa maturité sexuelle de comportement, et si elle est vierge. Il arrive cependant que le mâle puisse forcer à l'accouplement une femelle non réceptive, mais nous avons vu que l'accouplement se réalise alors difficilement avec une femelle immature, et rarement dans le cas de femelles fécondées gardées en présence de mâles. Nous n'avons pas poursuivi d'observations de longue durée dans ce sens; nous pouvons cependant supposer que dans la nature les femelles ne s'accouplent généralement qu'une fois; la vérification devra en être faite.

Dans une cage où se trouvent mêlés des mâles sexuellement mûrs et des femelles déjà fécondées, les mâles sont en état presque permanent de rut, et des essais d'accouplement sont fréquemment notés; les mâles en rut se font en effet souvent attaquer par des femelles qui montrent de l'agressivité dans leurs déplacements, ce qui déclenche l'assaut du mâle qui peut encore se produire au passage d'une femelle à proximité. Or dans ce cas presque toujours l'accouplement ne se réalise pas, comme aussi il échoue souvent lors de l'assaut de mâles mûrs sur des femelles immatures, ou sur des femelles mûres et vierges mais non réceptives

pour une raison inconnue. Quel est dans ce cas le facteur de réussite ou d'échec?

Quelques faits nous apportent une explication : lors des essais aberrants d'accouplement de mâle sur mâle, ou de mâle sur femelle immature, ou encore de mâle immature sur femelle mûre, nous constatons souvent que le mâle accroché au thorax de la femelle, ou bien tourne sur lui-même, ou bien cherche à s'accoupler dans un sens quelconque, aussi bien du côté de la tête que de l'abdomen. Il y a donc une coupure dans la séquence générale, et il manque un signal de la part de la femelle qui permettrait au mâle de réaliser la dernière séquence, qui suppose une orientation convenable pour la préhension des parties génitales.

Nous pouvons à partir de là imaginer deux réponses différentes chez le mâle se livrant à l'assaut sur une femelle réceptive : *a*) Une réaction thigmotactique qui l'incite à rester sur le thorax du partenaire (nous avons signalé l'assaut prolongé d'un mâle sur un thorax présenté seul) mais qui n'est pas toujours suffisante pour déterminer l'orientation convenable. — *b*) Une réponse à un signal particulier émanant de la femelle réceptive, incitant le mâle à s'orienter correctement et à saisir l'armure génitale de la femelle; *le signal en jeu pourrait être ce relèvement très bref de l'extrémité de l'abdomen de la femelle au moment même de l'assaut avec début d'extrusion de l'appareil génital*, comme nous l'avons noté dans la description de la séquence d'ensemble. Or cette même réaction de la femelle est celle que nous avons observée, mais prolongée, sous l'action de signaux chimiques intenses comme l'essence d'angélique. Nous pouvons alors supposer que lors de l'assaut, qui se fait toujours par devant, l'ampoule odoriférente du mâle passe très près, ou même au contact des antennes de la femelle, et provoque une stimulation chimique intense du même ordre, mais très brève, que celle provoquée par l'essence d'angélique. Le résultat en est ce bref relèvement de l'abdomen, qui constitue peut-être le signal nécessaire pour l'orientation correcte du mâle; d'autre part l'extrusion de l'armure génitale doit faciliter sa préhension par le mâle (ceci nous est apparu beaucoup plus net chez des *Trypetidae* à très longue tarière, comme par exemple *Terellia fuscicornis*).

En définitive, le signal odorant émis par le mâle serait le facteur stimulant fondamental pour la femelle tout au long de la séquence d'ensemble, le mâle réagissant de son côté essentiellement aux signaux visuels émis par la femelle.

D. La piqûre de ponte, action de substitution

Nous avons noté à plusieurs reprises, dans l'examen de comportements aberrants, que lorsqu'une femelle fortement motivée, sous l'action d'un signal chimique, ou en présence de mâles actifs, est empêchée d'accéder à la séquence normale, elle peut sans transition présenter un

comportement typique d'essai de piqûre de ponte. Nous sommes là en présence d'une action de substitution caractéristique; l'influx nerveux, ne pouvant trouver sa décharge dans l'acte consommatoire normal, se décharge dans une direction différente. Et cette direction est précisément la deuxième fonction fondamentale de la femelle, c'est-à-dire un réflexe de ponte. Nous aurons à y revenir dans la deuxième partie de notre étude.

E. Action de substances odorantes

Nous nous trouvons ici devant une série de faits convergents que nous résumons brièvement.

1° Odeur sexuelle du mâle.

Nous avons vu que le mâle en rut émet, à partir d'une ampoule anale, une odeur caractéristique qui provoque les phénomènes suivants :

— Elle attire les femelles mûres et vierges;

— Elle n'attire pas les femelles immatures;

— Elle n'attire pas les femelles fécondées;

— Elle apparaît pour les femelles mûres et vierges comme un déclencheur puissant qui, non seulement les attire, mais permet la manifestation d'un comportement sexuel aberrant (ou d'une action de substitution) dans le cas où l'acte consommateur normal, l'accouplement, est empêché;

— Elle attire peut-être les mâles; ceci paraît résulter de certaines observations des comportements de mâles entre eux. Mais nous n'avons pu le démontrer expérimentalement; c'est la principale lacune que nous voyons dans la chaîne des faits que nous citons, et nous ne lui trouvons pas facilement une explication valable.

2° Signaux olfactifs artificiels.

Nous avons vu que quelques substances et produits chimiques (essence de citronnelle et surtout d'angélique, et le Sec-butyl 6-methyl 3-cyclohexane-1-carboxylate) provoquent les phénomènes suivants :

— Ils attirent très fortement les mâles surtout en début de maturité sexuelle;

— Ils provoquent chez les mâles des manifestations d'excitation sexuelle se traduisant par l'agitation et les assauts entre eux avec tentatives d'accouplements, mais non l'apparition de l'état 1 du comportement sexuel normal;

— Ils attirent les femelles mûres et vierges;

— Ils n'attirent pas les femelles immatures;

— Ils n'attirent pas les femelles fécondées;

— Ils provoquent chez les femelles mûres et vierges des manifestations sexuelles aberrantes identiques à celles déclenchées par l'odeur sexuelle mâle.

Il apparaît une analogie assez étroite entre les phénomènes provoqués chez la femelle par l'odeur sexuelle du mâle en rut et ceux provoqués par des signaux olfactifs artificiels. Ceux-ci apparaissent donc comme des leurres particulièrement efficaces, comme des déclencheurs capables de mettre en action tout le mécanisme nerveux du comportement sexuel. Il nous paraît prématuré, dans l'état actuel des connaissances, de poser la question d'une analogie possible de structure chimique entre ces différents produits et substances; il ne faut cependant pas perdre ce point de vue, malgré la complexité du problème; et nous devons nous rappeler que dans les expériences de comportement poursuivies sur des animaux avec des signaux visuels, les leurres efficaces présentent toujours au moins une qualité, quelquefois grossière d'ailleurs, du signal naturel. Nous rapprocherons de ce raisonnement l'observation, à allure de loi, faite par HALL (1957) qui déclare, dans une étude sur les attractifs et les répulsifs chez les insectes « *we have made one observation that is most encouraging : compounds that are structurally related to a strong attractant usually show some degree of attractancy* ». Il est donc probable, comme nous l'avons déjà souligné dans notre introduction, que d'importants développements se produiront en matière de recherches et découvertes concernant les attractifs chez les insectes.

L'attraction des mâles par les mêmes produits, semble venir compliquer considérablement le problème, et c'est là-dessus que sont venus buter les premiers chercheurs qui ont mis le phénomène en évidence : HOWLETT, RIPLEY et HEPBURN, et leurs commentateurs par la suite. Nous rappelons que RIPLEY et HEPBURN, moins prudents que HOWLETT, avaient finalement, après un long raisonnement, admis l'hypothèse de l'odeur-femelle. Or il est évident maintenant que non seulement cette hypothèse est infirmée, mais que nous devons la remplacer par le certitude de l'odeur-mâle !

Comment expliquer alors que les mâles soient attirés par ces produits? Nous pensons qu'il faut chercher l'explication dans cet autre phénomène que nous avons mis en évidence, qui est la bipotentialité de comportement sexuel mâle et femelle chez tout individu de *C. capitata*. *Les produits actifs apparaissent comme des déclencheurs qui débloquent fondamentalement le mécanisme nerveux du comportement sexuel de l'Espèce.*

C'est ici que nous devons faire remarquer que les différents déclencheurs chimiques ne provoquent jamais chez le mâle l'apparition de l'état de rut, ou état I. Cet état I est pourtant la première manifestation de la motivation sexuelle, et il est probablement sous la dépendance exclusive de cette motivation, ne répondant à aucun signal précis, mais

le déclenchement du mécanisme inné étant seulement favorisé par certaines conditions d'ambiance qui agissent plus comme stimulus que comme signal (température, luminosité, qualité optique du support); et cet état est précisément l'état émetteur de la substance odorante. Un signal olfactif, qui n'est pas créateur de motivation, ne doit donc pouvoir déclencher que les réponses des états II et III, ce qu'il fait effectivement.

Il est évident que les conclusions auxquelles nous aboutissons pour *C. capitata* devraient être étendues aux autres Trypetides chez lesquelles a été mis en évidence le pouvoir attractif de nombreux produits toujours pour les mâles. La tentation est grande d'envisager d'en faire une loi pour cette famille d'Insectes. Mais nous sommes tout de suite arrêtés par l'insuffisance de connaissances concernant le comportement sexuel des espèces, et par le fait que les connaissances que nous avons montrent une disparité assez grande entre deux modes fondamentaux d'*appel* du mâle : d'une part l'appel chimique très net chez *C. capitata* (et peut-être d'autres comme *Platyparea poeciloptera* avec ses glandes exsertiles), d'autre part l'appel sonore mis en évidence chez *Strumeta tryoni*, *Dacus oleae*, etc... Mais l'exemple de *C. capitata* nous montre que l'émission sonore subsiste faiblement; il n'est pas impossible que l'appel chimique existe également, peut-être réduit, chez *S. tryoni* et *D. oleae*. Nous devons nous rappeler que lorsque, dans une cage, des femelles de *C. capitata* sont excitées par un des produits actifs, et qu'elles entrent en état II avec vibrations d'ailes elles ont tendance à se grouper entre elles, exactement comme se groupent par exemple les mâles de *D. oleae* et de *S. tryoni* lorsqu'ils sont dans le même état de vibration d'ailes. Ces rassemblements d'insectes émettant un appel sonore apparaissent donc comme un phénomène probablement fondamental chez les *Trypetidae*.

F. Conclusions

Nous nous résumerons finalement de la façon suivante :

1° Chez *C. capitata*.

Le mâle qui a atteint la maturité sexuelle de comportement émet, lorsque les conditions ambiantes sont favorables, un appel odorant. Cet appel attire la femelle qui se pose à proximité du mâle. Ce dernier oriente alors son appel vers la femelle, peut-être combiné avec un appel sonore. La femelle s'approche du mâle et subit une ventilation violente: l'émission odorante devenue particulièrement intense, surtout au moment de l'assaut du mâle, jouerait encore un rôle dans la réussite de l'accouplement.

L'odeur sexuelle mâle attire les femelles arrivées à maturité sexuelle de comportement et vierges. Elle déclenche chez ces femelles, lorsque

le comportement normal ne peut se réaliser, des manifestations sexuelles aberrantes où l'on retrouve très exactement les caractéristiques du comportement sexuel du mâle, jusqu'à l'assaut sur le partenaire.

Certaines substances et produits chimiques provoquent chez les femelles exactement les mêmes réactions. Ces signaux odorants sont très attractifs pour les mâles, surtout au début de leur maturité sexuelle de comportement. Ils déclenchent chez les mâles, comme chez les femelles, des manifestations sexuelles aberrantes (essais d'accouplements entre eux).

En l'absence de déclencheurs artificiels, des manifestations de comportement sexuel peuvent, dans certaines conditions, apparaître chez des individus très jeunes, n'ayant pas encore atteint la maturité sexuelle normale de comportement (mâles jeunes en présence de femelles à forte motivation sexuelle). Des manifestations sexuelles aberrantes (femelles à comportement de mâle; mâles entre eux) peuvent encore apparaître chez des individus à forte motivation sexuelle lorsque le déroulement normal de la parade ne peut se réaliser. Chez la femelle la piqûre de ponte peut apparaître comme action de substitution. La femelle après accouplement ne présente plus de motivation sexuelle.

Il apparaît donc chez C. capitata *un mécanisme nerveux fondamental du comportement sexuel de l'Espèce.* Ce mécanisme nerveux, commun au mâle et à la femelle, est celui d'un comportement positif (peut-être dérivé d'un comportement d'agressivité dont il serait, comme il a été dit pour d'autres animaux, une « forme hautement ritualisée »). La différenciation sexuelle se traduirait normalement, chez la femelle, par une inhibition de ce comportement à allure agressive.

Les substances et produits chimiques étudiés se présentent alors comme des déclencheurs de ce mécanisme nerveux fondamental, ce qui expliquerait les anomalies et contradictions apparentes de leur action.

2° Chez les *Trypetidae.*

Cette famille de Diptères paraît présenter des particularités assez marquées dans le comportement sexuel, qui nous permet d'émettre une hypothèse de travail qui de toutes façons devrait être assez féconde.

D'une part les exemples connus montrent qu'il y a un premier appel sexuel lancé par le mâle, celui-ci restant sur place, et que c'est la femelle qui vient vers le mâle. Le caractère de cet appel est d'être, en première analyse, soit odorant soit sonore; mais il est possible qu'il soit fondamentalement à la fois odorant et sonore, l'un des deux modes ayant pris la prédominance suivant les espèces.

D'autre part en effet, chez plusieurs Trypétides de genres très divers, même caractérisées par un appel sonore, certaines substances et produits chimiques sont connus comme fortement attractifs pour les mâles. On devrait s'attendre à ce que leur action, qui n'a pas fait

l'objet d'études de comportement, présente des caractères analogues à ceux que nous avons mis en évidence chez *C. capitata.*

Nous suggérons en définitive de vérifier chez d'autres *Trypetidae* s'il n'existerait pas, comme chez *C. capitata* un mécanisme nerveux fondamental du comportement sexuel de l'Espèce, et s'il ne serait pas possible même de dégager l'existence d'un tel mécanisme fondamental valable pour la Famille. Le problème des attractifs sexuels serait alors éclairé d'un jour nouveau.

DEUXIÈME PARTIE

LE COMPORTEMENT DE PONTE DE *C. capitata*

Chapitre premier

GÉNÉRALITÉS

Après l'accouplement, le deuxième acte fondamental permettant la reproduction de l'Insecte est le dépôt de l'œuf dans le milieu favorable à son développement et son éclosion (et souvent au développement larvaire). Or il est curieux de noter que le comportement de ponte ne fait généralement pas l'objet, contrairement au comportement sexuel, de chapitres ou mentions spéciales dans les traités de physiologie de l'Insecte; peut-être est-ce en raison de la très grande diversité des facteurs entrant en jeu, et de la difficulté que l'on rencontrerait à vouloir dégager quelques schémas fondamentaux? Pourtant dans une courte synthèse Richardson (1925) mettait déjà en évidence les deux ordres de phénomènes présentant la plus grande importance dans les

comportements de ponte, les phénomènes olfactifs et les actions de contact.

Si le comportement sexuel garde une place privilégiée, c'est peut-être qu'il fait partie intégrante du phénomène de reproduction comme en étant la première et indispensable manifestation (hormis les cas particuliers de parthénogénèse), et que d'autre part il ne se rapporte que par fragments aux phénomènes simples de comportement, en raison du jeu mutuel de deux partenaires qui en accroit la complexité. Peut-être aussi un intérêt anthropomorphique inavoué pousse-t-il les biologistes à se pencher avec un peu d'émotion sur ces « jeux d'amour »; il ne saurait en être de même pour le comportement de ponte !

Les observations et expériences concernant les comportements de ponte portent sur les interactions entre un insecte motivé pour un but précis, et le milieu, à constantes relativement stables, pouvant permettre la réalisation de ce but, l'acte consommatoire. Ce milieu est composé, pour l'Insecte, de signaux simultanés ou successifs, d'ordre chimique ou physique, que l'on peut chercher à analyser. C'est pourquoi d'ailleurs nous retrouvons, dans les traités de physiologie de l'Insecte, des phénomènes relatifs aux comportements de ponte dans les différents chapitres de la psychophysiologie, notamment ceux consacrés aux tropismes; parfois même les travaux sur la physiologie de la nutrition sont intéressés, lorsqu'il s'agit par exemple des piqûres dites de nutrition, dont le rôle a été fort discuté chez de nombreux Hyménoptères parasites, et que nous aurons à examiner dans le cas de *C. capitata*.

Chez les *Trypetidae*, le phénomène est déjà plus précis puisqu'il s'agit d'insectes phytophages au stade larvaire. La ponte s'effectue donc très généralement par piqûre d'une partie du végétal au moyen d'un oviscapte perforateur, puis du dépôt d'un ou plusieurs œufs dans les tissus végétaux. Un certain nombre d'observations ont déjà été faites sur le comportement de ponte de *Trypetidae*, que nous citerons dans la suite de ce travail, par comparaison avec ce que nous verrons chez *C. capitata*. Mais ces observations sont le plus souvent très sommaires, et ne constituent pas une analyse du phénomène, même dans le cas des notations assez détaillées de Frick *et coll.* (1954) sur *Rhagoletis cingulata* et *R. fausta*.

Les seules études systématiques que nous connaissions sont celles de Currie (1932) sur *Euaresta aequalis*, de Wiesman (1937) sur *Rhagoletis cerasi*, et de Labeyrie (1957) sur *Phylophylla heraclei*. Le travail de Wiesman nous intéresse particulièrement puisqu'il porte sur une espèce attaquant un fruit, la Cerise; l'auteur, par quelques expériences simples, montre que le fruit attire la mouche uniquement par ses qualités optiques (forme, et non couleur), et que l'exploration qui précède la piqûre doit se faire sur une surface continue et lisse, le diamètre favorable étant situé entre 4 et 24 mm. D'autre part, Hafliger (1953) montre par interprétation statistique de comptages sur les cerises d'un

arbre, que *R. cerasi* choisit pour pondre des cerises non déjà attaquées tant que le pourcentage d'attaque n'atteint pas un certain seuil, après quoi les pontes se font au hasard.

L'étude du comportement de ponte se décompose assez facilement en quelques séquences bien définies qui constituent le schéma de notre travail.

La motivation est la mise en éveil, par suite d'une évolution interne de l'Insecte, du mécanisme nerveux relatif au comportement de ponte, le fonctionnement de ce mécanisme étant prêt à se déclencher à la perception des signaux appropriés.

Le vol orienté vers le fruit constitue la première séquence, celle dont l'étude paraît *a priori* la plus importante pour un insecte attaquant des fruits comestibles. Ce n'est pourtant pas la plus facile à étudier, en raison de la complexité des facteurs entrant en jeu dans les conditions naturelles.

Le choix de l'emplacement de ponte sur le fruit constitue une réponse à un certain nombre de signaux agissant positivement ou négativement. La piqûre de ponte est la suite automatique de ce choix.

Le dépôt des œufs est l'aboutissement normal des actes précédents. Nous verrons cependant qu'il peut ne pas se produire. Suivant les *Trypetidae*, un seul œuf ou plusieurs sont déposés au cours du même acte de ponte.

Le comportement après la ponte comporte des réactions si caractéristiques qu'il est utile de les examiner également.

Chapitre II

ANALYSE DU COMPORTEMENT AU LABORATOIRE

Notre travail est essentiellement un travail de laboratoire, réalisé sur des insectes d'élevage permanent dans les conditions indiquées au début de ce mémoire. Nous en discuterons ensuite l'interprétation en fonction des éléments de l'ambiance naturelle et de quelques faits d'observation recueillis dans la nature.

A. Les données bibliographiques

La première description et d'ailleurs la seule un peu détaillée est due à Martelli (1910). Cet auteur signale l'exploration du fruit au moyen du proboscis, et le fait important que des lésions de l'épicarpe,

ou des trous de ponte déjà existants, ou encore des trous artificiellement faits avec une épingle, sont favorables à la réception des pontes. Il note que la pénétration de la tarière peut prendre un temps assez long (10 à 20 minutes) et que la ponte proprement dite peut durer de 4 à 10 minutes. Il décrit ensuite le comportement de la femelle « *puis elle retire sa tarière, sans l'invaginer dans sa gaine, tourne avec une certaine hâte autour du trou en traînant la tarière et en tâtant avec le proboscis, jusqu'à ce qu'elle ait trouvé le trou sur lequel elle se met à sucer un peu ; puis elle s'en va ou recommence à y enfoncer la tarière pour y déposer d'autres œufs* ». Nous verrons que cette description n'est pas exacte et que le comportement après la ponte mérite d'être plus détaillé.

Martelli signale enfin l'agressivité caractéristique d'une femelle en exploration envers toute autre femelle présente sur le fruit. Il note en même temps le pouvoir attractif du jus d'orange et notamment de la perforation de ponte.

Costantino (1930) et Hanna (1947) ne donnent qu'une description très sommaire du comportement de ponte n'apportant aucun élément vraiment nouveau.

B. Description préliminaire. Séquence d'ensemble

Si nous suspendons dans une cage d'élevage un fruit, une poire par exemple, nous constatons très rapidement, après quelques secondes, un accroissement de l'activité de vol des insectes. Les femelles en particulier se mettent à voler, sans toutefois se poser directement sur le fruit, mais en le frôlant en vol à plusieurs reprises; finalement elles viennent se poser sur le fruit, après un temps de reconnaissance qui a pu durer plusieurs minutes.

La femelle qui s'est posée sur le fruit, si elle est mûre et n'a pas pondu récemment, ne quittera pas le fruit avant d'avoir effectué au moins un acte de ponte (à moins qu'elle ne soit chassée par l'agressivité d'une autre femelle). Sur un fruit à surface trop dure, un fruit artificiel par exemple, la femelle pourra s'efforcer en vain de pondre pendant un temps très long (quelquefois plusieurs heures).

Aussitôt arrivée sur le fruit, la femelle montre une intense activité d'exploration; elle parcourt toute la surface du fruit qu'elle tâte avec sa trompe. Cette activité d'exploration, qui peut durer plusieurs minutes, a été remarquée par la plupart des observateurs sur *C. capitata* et d'autre *Trypetidae*, par exemple *Rhagoletis completa* sur noix (Boyce, 1934), *Dacus oleae* sur olives (Martelli, 1908) etc. Au cours de l'exploration, la femelle fait preuve d'une agressivité marquée, déjà notée par Martelli (1910), pour toute autre mouche qu'elle aperçoit, que celle-ci soit ou non sur son trajet. Il arrive parfois qu'une femelle qui arrive sur un fruit ne se livre pas à cette prospection sur tout le fruit, et que après quelques secondes pendant lesquelles elle tâte un très petit secteur avec sa trompe, elle commence aussitôt l'acte de perforation; il

s'agit là d'un comportement accéléré par une motivation très intense (grand nombre d'œufs), et la même femelle dès cette première ponte effectuée présente la réaction habituelle d'exploration avant le deuxième acte de ponte (qui peut suivre aussitôt le premier).

La femelle au terme de son exploration semble délimiter un petit territoire qu'elle couvre en tournant deux ou trois fois sur elle-même; elle fait preuve à ce moment d'une agressivité renforcée pour d'autres mouches pouvant approcher, qu'elle oblige à fuir.

Ayant choisi le lieu de ponte, la femelle dévagine son oviscapte, et semble s'efforcer d'en placer la pointe à l'endroit tâté par le proboscis. Pour ce faire, elle se dresse sur ses pattes, et incurve l'abdomen de façon que l'oviscapte se présente perpendiculairement à la surface du fruit. Elle tâtonne généralement la surface en plusieurs points, comme si elle cherchait un point précis; elle peut à plusieurs reprises se retourner, chercher à nouveau avec sa trompe, puis essayer de placer encore l'oviscapte à l'endroit repéré. Il arrive souvent que la mouche fasse ainsi plusieurs essais en différents endroits de la surface du fruit avant de commencer le véritable travail de forage. Les observations plus détaillées faites en examinant les réactions de la mouche à des perforations déjà existantes nous montreront quelques uns des facteurs entrant en jeu, y compris une certaine maladresse de la mouche à placer son oviscapte à l'endroit détecté par la trompe.

Le travail de perforation proprement dit (fig. 31), ne retiendra pas notre attention dans ce travail sur le comportement. Il constitue en effet uniquement un effort musculaire plus ou moins long suivant la dureté de l'épicarpe (30 secondes à 3 minutes dans une poire tendre; jusqu'à 20 minutes dans des fruits à épicarpe dur et épais). Les pattes sont agrippées à l'épicarpe (Burdette, 1930, a réduit les attaques de *Spilographa electa* sur poirier en enduisant les fruits de poudre de talc), et tout le corps appuie sur l'oviscapte par l'intermédiaire d'un jeu de muscles décrits par Hanna (1938). Un travail complémentaire du travail de perforation est celui qui consiste pour la femelle à créer dans les tissus du fruit une cavité, ou loge de ponte, destinée à recevoir les œufs (jusqu'à 9) qu'elle va déposer; ce travail est réalisé par des mouvements latéraux du corps qui amènent l'oviscapte à dilacérer les tissus végétaux.

Après confection de cette loge de ponte, la femelle reste rigoureusement immobile pendant le temps d'expulsion des œufs. Ce temps est de l'ordre de quelques minutes (nous avons noté des temps de 1 à 5 minutes pour le dépôt de 1 à 7 œufs). La mouche reste alors indifférente aux excitations extérieures; on peut manipuler le fruit et le porter sous la loupe pour examiner le passage des œufs dans l'oviscapte. De même la femelle en cours de ponte laisse généralement indifférentes les autres mouches en exploration; il arrive rarement qu'elle suscite une réaction d'agressivité de la part d'une autre femelle, et dans ce

cas, elle reste en place en prenant l'attitude « défensive » que nous décrivons plus loin.

Lorsque ce temps d'immobilisation est terminé, la mouche sort son oviscapte du trou et l'invagine. Elle se retourne et porte son proboscis au contact du trou (nous reviendrons sur ce réflexe); elle nettoie ensuite la gaine de l'oviscapte avec les pattes postérieures, puis ressort son oviscapte et le nettoie également. A ce moment commence un manège très particulier, une démarche en ligne brisée sur toute la surface du fruit, la mouche gardant les ailes écartées et l'oviscapte étendu. Nous décrirons plus en détail ce manège que nous avons appelé « la danse après la ponte ».

Fig. 31. — Femelle perforant un fruit avec son oviscapte.

En résumé, nous pouvons distinguer dans le comportement de ponte de *C. capitata* les phases suivantes :

1. Vol vers le fruit.
2. Exploration du fruit.
3. Délimitation d'un territoire.
4. Recherche du point exact de perforation.
5. Perforation. — Confection de la loge de ponte.
6. Dépôt des œufs.
7. Retrait de l'oviscapte et invagination.
8. Retournement de la mouche et prospection du trou avec la trompe.
9. Nettoyage de la gaine, puis de l'oviscapte.
10. Danse sur le fruit, oviscapte étendu.

Nous nous proposons, après une définition de la motivation, d'examiner chacune de ces composantes du comportement d'ensemble.

C. La motivation

Nous avons remarqué, au cours des expériences relatives au comportement sexuel (cf. tableaux I à VI), que pour des femelles gardées en conditions constantes de température (25 °C), d'humidité (80 %) et d'éclairage, les pontes commençaient, en pondoir artificiel, à partir du quatrième jour suivant l'éclosion de ces femelles. Ce délai est apparu comme constant, que les femelles se soient trouvées ou non en présence de mâles.

D'autre part, le rythme de ponte des femelles s'est déroulé régulièrement, que les femelles aient été fécondées ou non; mais le nombre d'œufs pondus s'accroissait plus rapidement lorsque les femelles se trouvaient en présence de mâles.

De ceci, il résulte que la maturité ovarienne est atteinte régulièrement chez des femelles correctement alimentées, et que le comportement de ponte se déroule normalement, qu'il y ait présence ou non de mâles. Les travaux américains (HAGEN, 1953) ont montré que les femelles de *C. capitata* avaient à l'éclosion, en l'absence d'alimentation, les réserves nécessaires pour faire venir à maturité et pondre environ 20 œufs; mais ces œufs n'éclosent pas, et la suite de la ponte ne peut être assurée que par une alimentation convenable.

Le comportement de ponte est-il lié à l'état de maturité des ovaires? Les observations suivantes précisent cette relation.

1° DES FEMELLES IMMATURES PEUVENT MANIFESTER LE COMPORTEMENT DE PONTE.

Si nous prenons des femelles à l'éclosion, et que nous les gardons à la température de 20 °C, l'évolution ovarienne se fait lentement. Le sixième jour, nous introduisons dans la cage un pondoir. Ce pondoir est rapidement visité par des femelles qui montrent l'activité d'exploration caractéristique de femelles cherchant à pondre. Après un temps de l'ordre de 10 à 15 minutes, nous voyons plusieurs femelles manifester plus ou moins complètement le comportement de ponte, certaines jusqu'à la piqûre. Ces femelles ne déposent en réalité aucun œuf; capturées et disséquées, elles présentent des ovaires ayant subi un début d'évolution, mais loin encore de la maturité.

Le comportement de ponte apparaît donc indépendamment de la maturation des ovaires, et peut se révéler parfait, au dépôt de l'œuf près, avant maturité. Nous retrouvons là un phénomène analogue à celui constaté pour le comportement sexuel.

2° Le comportement de ponte ne s'établit que progressivement dans sa perfection.

Dans une cage de 250 femelles gardées à 25° C., au troisième jour suivant leur éclosion nous introduisons un pondoir. Les visites au pondoir ne commencent qu'après 4 minutes, avec le rythme suivant :

Minutes.....	5	10	15	20	25	30	40
Nombre de femelles...	15 à 20	10	20 à 25	20	8	4	3

Les femelles qui viennent sur le pondoir sont très agitées, agressives les unes envers les autres. Elles explorent rapidement le pondoir en tous sens.

Nous prélevons 10 femelles sur le pondoir; leur dissection montre 8 femelles à ovaires bien développés, mais pas encore tout à fait mûrs (œufs blancs, non hyalins, et pas encore engagés dans le calice), et 2 femelles à ovaires non développés.

Nous prélevons au même moment 10 femelles restées sur les parois de la cage; leur dissection montre 8 femelles à ovaires très peu développés et 2 femelles à ovaires bien développés.

Ceci montre que ce sont dans ce cas, à quelques exceptions près, les femelles proches de la maturité qui ont répondu au signal « pondoir suspendu dans la cage » (les exceptions peuvent être attribuées aux variations d'activité individuelle des mouches mûres ou non). Ces mêmes femelles attirées par le pondoir se livrent aussitôt à l'activité d'exploration.

De plus, 6 femelles ont présenté, vers la quinzième minute, après prospection et détection d'un trou avec la trompe, un bref arrêt et une ébauche du mouvement de perforation, non poursuivi, et plusieurs fois dévié vers l'agressivité. Ces 6 femelles ont été disséquées : 5 d'entre elles présentaient des ovaires bien développés, mais aucun œuf libéré, 1 présentait des ovaires sensiblement moins développés.

Dans la même cage au quatrième jour, l'introduction du pondoir provoque des visites immédiates, et la première ponte est notée après 30 secondes seulement.

Ces observations semblent bien montrer que le comportement de ponte ne devient pas parfait d'emblée, mais qu'il se perfectionne progressivement dans la succession des actes qui le caractérisent : vol vers le fruit, exploration, choix de l'emplacement et réflexe de perforation, perforation proprement dite et dépôt des œufs.

3° Des femelles a ovaires régressés peuvent manifester le comportement de ponte.

Des femelles gardées, après période de ponte, à température moins élevée, 18-20 °C, et nourries avec de l'eau sucrée, voient leurs ovaires régresser, et après 8 à 15 jours de nombreuses femelles ne contiennent plus d'œufs mûrs.

Pendant la période de régression (après 8 jours par exemple), les femelles prélevées sur pondoir alors qu'elles s'apprêtent à pondre montrent à la dissection plus d'œufs, 10 en moyenne, que les femelles restant sur les parois de la cage (5 en moyenne). Les femelles qui ont le plus d'œufs mûrs présentent donc la motivation la plus élevée.

Mais des femelles à ovaires régressés et ne contenant plus d'œufs mûrs peuvent encore présenter le comportement de ponte jusqu'à la piqûre.

Le mécanisme nerveux du comportement de ponte se précise donc sans liaison directe avec la maturité des ovaires, et une fois établi, ce mécanisme peut continuer de fonctionner même en l'absence d'œufs sous l'action notamment de stimulus puissants (chaleur, lumière).

D. Le vol orienté vers le fruit

Nous avons noté, en première observation, que l'introduction d'un fruit suspendu dans une cage d'élevage, déclenche une activité de vol chez les mouches qui, après des « vols de reconnaissance », finissent par venir se poser sur le fruit. Le fruit représente donc, pour la femelle mûre notamment, un signal dont la nature peut être de deux ordres : olfactif ou optique.

1° Le signal olfactif.

Un tel signal doit exister, bien qu'il soit difficile à mettre en évidence, surtout dans l'ambiance confinée d'une cage d'élevage : un coton imprégné de jus d'orange, par exemple, reçoit plus de visites qu'un coton imprégné d'eau; nous verrons également plus loin, dans l'étude du réflexe de perforation, que des femelles sur un fruit artificiel se rassemblent près de trous émettant une odeur de fruit (mais ce n'est peut-être pas une attraction à distance); dans des vergers, des fruits même tombés au sol semblent être attractifs, dans une certaine mesure, par leur odeur.

La suppression du signal olfactif, à la réception ou à l'émission, peut nous renseigner sur son importance.

a) *Ablations d'antennes.*

Nous ne les avons pratiquées que dans un petit essai d'attraction alimentaire. Des mouches à antennes normales et à antennes sectionnées étaient mises dans une cage contenant une rondelle de banane suspendue. Les mouches à antennes sectionnées, moins actives, mais volant cependant, ne visitaient pas la banane, contrairement aux mouches intactes qui seules survivaient après quelques jours. Mais la brutalité du procédé, qui traumatise considérablement l'insecte, nous l'a fait abandonner.

b) *Suppression du signal.*

Dans une première série d'observations, nous avons utilisé un fruit naturel, la Poire, que nous avons présentée de diverses façons, en compétition dans une cage, à savoir : nue, enrobée de paraffine, enrobée d'un enduit plastique, et en même temps un fruit artificiel en gélose enrobée de paraffine. Les visites notées dans le même temps ont été respectivement : 110, 89, 100, 125. Ceci nous montrait que la suppression de l'odeur du fruit par un écran imperméable ne diminuait sensiblement pas les nombres de visites.

Les femelles se dirigent d'ailleurs aussi bien pour pondre vers une pomme de terre suspendue dans la cage, et plus simplement encore vers n'importe quel objet suspendu, comme par exemple des boules en plastiline ou en matière plastique que nous avons utilisées dans de nombreux essais cités plus loin.

En définitive, *le signal olfactif, s'il existe, joue un rôle secondaire à courte distance.* Les observations dans la nature pourraient d'ailleurs le laisser penser, puisque *C. capitata* attaque des fruits extrêmement divers, à parfums très variés, et qu'elle attaque les mêmes fruits aussi bien parfaitement verts que mûrs (Guennelon et Féron, 1958). Wiesman, sur *Rhagoletis cerasi*, et Frick, sur *R. cingulata* arrivent aux mêmes conclusions, bien qu'il s'agisse de *Trypetidae* inféodées à une seule espèce fruitière.

2° Le signal optique.

Les observations rapportées ci-dessus, montrant que le signal olfactif joue un rôle secondaire, conduisent donc à admettre que le signal optique joue le rôle prépondérant. En réalité, à l'échelle de la cage qui nous sert aux observations, tout objet suspendu peut attirer les mouches, et particulièrement les femelles; des rondelles de papier reçoivent des visites comme des sphères ou des cubes de matière inerte; ce n'est que dans le choix d'un emplacement de ponte et pour permettre la piqûre de ponte, que la forme du fruit joue un rôle, comme nous le verrons plus loin.

Il paraissait intéressant de chercher à savoir si la *couleur* du fruit peut jouer un rôle dans le choix de la femelle en quête d'un lieu de ponte. Chez *Rhagoletis cerasi*, Wiesman conclut d'expériences conduites avec des boules de papier de couleurs différentes, qu'il n'y a apparemment pas de distinctions sauf toutefois pour le blanc, qui « *semble ne pas exister pour les mouches* ». Chez *Anastrepha ludens* Baker *et coll.* (1944) essaient des pièges attractifs de couleurs différentes, et constatent que les pièges jaunes sont de beaucoup les plus attractifs, puis les pièges vert foncé, les autres couleurs (vert clair, rouge, lavande) étant peu attractives. Chez *Rhagoletis fausta*, Frick et *coll.* (1954) offrent aux mouches des cartes colorées et observent que le jaune reçoit un beaucoup plus grand nombre de mouches que le vert, l'orange et le rouge.

Ces différents essais ne peuvent pas prétendre apporter de renseignements en ce qui concerne la vision des couleurs chez ces Diptères. La vision des couleurs chez les Insectes est un problème extrêmement complexe, et chez les Diptères en particulier, il n'y a que très peu de travaux apportant des éléments positifs. Il faudrait poursuivre des expériences du type de celles réalisées par ILSE (1949) sur *Eristalis tenax* pour prouver la sensibilité aux longueurs d'onde différentes. Chez les Trypetides citées plus haut, les auteurs ont simplement mis en évidence une différence (ou non) de réaction à des supports présentant à l'œil humain des différences de couleur; ils ont dégagé un résultat valable pour l'observateur. Il est bien évident que cela ne signifie pas que pour telle mouche le jaune en tant que jaune est réellement plus attractif que le rouge. Nous savons que les couleurs apparentes sont souvent complexes, et surtout que les brillances peuvent être très différentes.

Nous avons pourtant, chez *C. capitata*, essayé d'examiner une différence de réaction à des radiations monochromatiques. Nous utilisions des filtres interférentiels soit en plages lumineuses, soit pour éclairer des boules blanches suspendues dans une cage. Les résultats ont été décevants, car les mouches restent inactives dans l'obscurité générale de la cage, et les réactions sont trop faibles pour pouvoir être interprétées. Nous n'en ferons donc pas part ici.

Expériences avec des boules colorées.

Le but de ces expériences était donc, une fois énoncées les restrictions ci-dessus, de savoir si la réponse des mouches pouvait être différente en présence de supports différemment colorés. Cette réponse peut être d'ordre varié : nombres de visites (femelles ou mâles), nombres d'insectes en excitation sexuelle (pour les mâles, comme nous l'avons indiqué en première partie de ce travail), nombres de réactions de ponte.

a) *Technique des expériences.*

Pour chaque série de comptages, 100 femelles mûres et fécondées étaient mises dans une cage du type A, éclairée par un tube fluorescent.

Des boules colorées étaient obtenues en teintant avec une solution d'encre de chine des balles de ping-pong (diamètre 3,4 cm). Pour chaque couleur des teintes vives et des teintes pâles ont été réalisées. Les boules étaient suspendues dans la cage, distantes de 8 cm.

Les comptages consistaient à noter chaque minute pendant 30 minutes le nombre de femelles se trouvant sur chaque boule, et le nombre de femelles essayant de perforer la surface avec leur oviscapte (tentative de ponte). Les mêmes comptages étaient répétés encore deux fois, avec chaque fois un intervalle de 30 minutes sans comptage (durée totale $30 \times 5 = 150$ minutes). Une deuxième série de comptages était réalisée en changeant l'ordre des boules colorées. Les résultats

que nous rapportons donnent le total des comptages pour chacune des séries de 3 fois 30 minutes. Les chiffres obtenus ne donnent évidemment pas les nombres réels de visites reçues par les boules, ni de tentatives de ponte; la même mouche peut en effet rester sur une boule et essayer de pondre pendant plusieurs minutes. Ces chiffres donnent cependant une information correcte sur les différences d'activité des mouches; quelques séries d'observations continues que nous avons pu réaliser nous l'ont confirmé. Les résultats étaient suffisamment nets pour qu'une analyse statistique soit apparue comme inutile.

b) *Résultats.*

Les résultats de compétition entre 5 couleurs de teinte vive ou de teinte pâle sont portés dans les tableaux VII et VIII. On peut en dégager les informations suivantes :

— Le jaune et le vert sont nettement plus attractifs pour des femelles mûres que les autres couleurs. En teintes vives, le jaune est beaucoup plus attractif que le vert;

— Le rapport des pontes aux visites montre que, en général, le vert paraît favoriser le réflexe de ponte. Nous reprendrons cette notion plus loin.

Tableau VII : Compétition entre couleurs de teinte vive.

	Première série			Deuxième série		
COULEURS	VISITES	PONTES	$\frac{\text{PONTES}}{\text{VISITES}}$	VISITES	PONTES	$\frac{\text{PONTES}}{\text{VISITES}}$
Jaune ...	652	161	24,6	331	51	15,4
Vert	273	131	48,0	173	27	15,6
Blanc ...	167	19	11,4	76	0	0
Bleu	162	24	14,8	64	8	12,5
Rouge....	142	16	11,3	65	2	3,1

Tableau VIII : Compétition entre couleurs de teinte pâle.

	Première série			Deuxième série		
COULEURS	VISITES	PONTES	$\frac{\text{PONTES}}{\text{VISITES}}$	VISITES	PONTES	$\frac{\text{PONTES}}{\text{VISITES}}$
Jaune ...	343	89	25,9	225	75	33,3
Vert	372	164	44,1	239	101	42,2
Blanc ...	212	33	15,6	75	25	33,3
Bleu	75	3	4,0	66	5	7,6
Rouge....	62	6	9,7	63	14	22,2

Dans un autre essai, nous avons mis en compétition uniquement les couleurs rouge et jaune (tableau IX). Le jaune reçoit beaucoup plus de visites, et les essais de ponte y sont également relativement plus nombreux.

Enfin nous avons voulu examiner l'influence d'intensités lumineuses croissantes, dans la compétition jaune-rouge. L'éclairage étant réalisé par des tubes fluorescents à intensité constante, nous avons

fait varier la distance des boules aux tubes. Le tableau X nous montre que les nombres de visites sur le jaune s'accroissent en même temps que la boule est plus proche du tube. Mais il est remarquable de constater que le nombre relatif d'essais de ponte reste à peu près constant.

TABLEAU IX : Compétition entre rouge et jaune.

COULEURS	VISITES	PONTES	$\frac{\text{PONTES}}{\text{VISITES}}$
Jaune ...	583	261	44,8
Rouge....	111	28	25,2

TABLEAU X : Sphères placées à distance variable de l'éclairage par tubes fluorescents.

DISTANCE LAMPE	ROUGE		JAUNE		$\frac{\text{PONTES}}{\text{VISITES}}$
	VISITES	PONTES	VISITES	PONTES	
31 cm...	6	0	39	11	28,2
24 cm...	14	4	41	12	29,3
14 cm...	15	0	116	37	31,9
4 cm...	12	2	146	38	26

Nous serions tentés de transformer ces informations en conclusions, en reconnaissant tout au moins que la femelle réagit favorablement aux couleurs jaune et verte qui reçoivent le plus de visites, avec une préférence marquée pour le jaune lorsque les teintes sont assez intenses.

Malheureusement nous avons repris, pour quelques expériences de confirmation, ces mêmes essais quelques années après les premiers et nous avons eu la surprise de constater que, avec les mêmes boules colorées, les résultats étaient devenus tout à fait différents. Cette fois c'était le rouge qui montrait nettement le pouvoir attractif (et inducteur de ponte) le plus marqué. Nous n'avons pas encore pu poursuivre une analyse expérimentale nous permettant de déceler les causes de ce renversement de réaction de la Mouche, et nous ne pouvons que formuler deux hypothèses : d'une part, une influence possible de l'éclairage, le spectre lumineux des tubes fluorescents actuels étant différent de celui des tubes utilisés pour les premiers essais (qui ne sont plus fabriqués); d'autre part, une évolution de sensibilité de la Mouche liée à l'élevage permanent en lumière artificielle, ou liée encore à une différence d'alimentation : les mouches des premiers essais étaient élevées sur banane, celles des derniers essais étaient élevées sur milieu à base de poudre de carotte, particulièrement riche en pigment caroténoïde qui pourrait influencer la sensibilité optique des mouches; cette hypothèse est particulièrement séduisante mais reste encore à confirmer.

Nous retiendrons donc en définitive que *pour des femelles de* C. capitata *motivées pour la ponte, le signal fondamental émis par le fruit est*

optique, en tant qu'objet suspendu. Des qualités différentes de brillance ou de longueur d'onde (non précisées) provoquent des réponses différentes; le choix pour tel ou tel signal est apparu comme variable en fonction, en toute hypothèse, soit de variations dans le dispositif expérimental, soit de variations dans la sensibilité optique des mouches.

E. Le choix de l'emplacement de ponte

Nous avons noté dans la description d'ensemble du comportement de ponte, que la femelle de *C. capitata* une fois posée sur le fruit se livre à une exploration menée activement; le fruit est parcouru en tous sens et prospecté, apparemment, au moyen du proboscis. Cette prospection apparaît commune chez les *Trypetidae*, notamment celles attaquant des fruits, et constitue probablement un comportement fondamental permettant de différencier les espèces suivant les types de fruits attaqués. Nous nous sommes efforcé d'analyser les différents facteurs guidant le choix de la mouche vers un territoire de ponte déterminé, et permettant le déclenchement du réflexe de perforation ou de pénétration de l'oviscapte.

1° Stimulus extérieur au fruit : l'éclairement.

Nous employons ici le terme « stimulus » au sens où l'entend Viaud (1954), lorsqu'il précise « stimulus-agent » par opposition au « stimulus-signe » (ou signal, stimulus-signal, stimulus significatif), ce dernier étant essentiellement caractérisé par le fait d'avoir une valeur relative à la motivation, et d'être généralement plus qualitatif que quantitatif. Les stimulus proprement dits, par contre, sont le fait d'agents physiques ou chimiques en principe mesurables, et leur action sur l'animal se traduit par des phénomènes de mouvement et d'orientation que les psychophysiologues appellent d'une façon générale les tropismes.

Viaud établit une distinction qui nous paraît utile entre *les tropismes* et *les pathies*. « *Les tropismes sont des cinèses polarisées sans caractère adaptatif; les pathies ont un caractère adaptatif et ont pour but de soustraire l'organisme à un stimulus gênant. Tropismes et pathies sont indépendants d'une motivation. Leur déterminisme est principalement externe* ».

Un des stimulus les plus caractéristiques à cet égard est le rayonnement lumineux; Viaud souligne judicieusement que la réaction d'un animal à une source lumineuse brillante est tout à fait d'un autre ordre que la réaction perceptive à un objet éclairé. Cela ne veut pas dire que le comportement d'un animal ne sera pas régi par les deux ordres de phénomènes, et précisément dans le cas qui nous intéresse, nous avons vu que les qualités optiques d'un fruit pouvaient jouer un rôle dans le choix en vol de la mouche. Mais une fois sur le fruit, un des facteurs qui peut intervenir pour déterminer la position d'arrêt

de la mouche peut être le rayonnement lumineux; GRISON (1948) a montré que le Doryphore, insecte à phototropisme fortement positif en période active, dépose ses pontes dans les zones d'éclairement relativement faibles; LABEYRIE (1957) montre aussi qu'une Trypétide, *Phylophylla heraclei*, cherche la face la moins éclairée d'une feuille pour y déposer ses œufs.

a) *Réaction de* C. capitata *à la lumière.*

Avant de montrer comment nous avons mis en évidence cette action du stimulus lumineux, nous pensons utile de voir comment on peut caractériser le comportement de *C. capitata* à la lumière. Il serait en effet dangereux de dire que « le phototropisme de l'Insecte est inversé au moment de la ponte », si l'on n'a pas d'abord démontré que le phototropisme habituel est positif. Or une telle définition est beaucoup plus difficile à établir que ne peut le laisser croire une observation courante superficielle.

Les faits d'observation courante sont les suivants :

1° Dans une pièce, les mouches échappées des cages vont généralement se poser sur les vitres des fenêtres. Mais on les trouve souvent aussi stationnées sur les parties des fenêtres abritées de la lumière directe surtout lorsque celle-ci est vive.

2° Les mouches échappées se dirigent souvent aussi directement vers les tubes fluorescents éclairant les cages, mais à leur proximité elles sont toujours en vol, et vont se poser sur les parties protégées de la lumière directe ou assez éloignées de la source lumineuse.

3° Dans les cages, les mouches s'accumulent plutôt du côté des tubes fluorescents, surtout si la cage ne présente pas de zones d'ombre. S'il y a des zones d'ombre elles y stationnent volontiers.

Nous avons réalisé de nombreux essais expérimentaux dans le but d'avoir une mesure de la réaction phototropique. Nous ne les détaillerons pas ici, les résultats étant assez contradictoires, et difficiles à interpréter. Il en ressort d'une façon générale que l'activité de vol des mouches ne se produit que dans des conditions suffisantes de luminosité de l'ambiance (des mouches dans une cage obscure comportant un point lumineux restent le plus souvent inactives). Les mouches en vol sont attirées fortement par une source lumineuse, mais dans le choix d'un point de stationnement recherchent une zone de moindre intensité; ce sont typiquement les notions de phototropisme positif, et de photopathie que l'on peut invoquer ici.

Deux types d'observations apportent quelques précisions :

1° Lorsqu'une cage est éclairée par une source lumineuse située par-dessus, les mouches en vol viennent buter contre le plafond transparent où elles se maintiennent un temps plus ou moins bref en vol contraint avant de se retourner et de se poser à l'arrêt.

Dans des expériences relatées plus loin, l'éclairage était inversé, situé en-dessous du plancher transparent d'une cage. Dans ces conditions très souvent les mouches présentaient la réaction symétrique des précédentes, avec chute sur le dos, vibrations d'ailes insistantes, puis retournement et arrrêt.

Ceci montre que pour la mouche en vol, une source lumineuse intense (2 à 3 000 lux) constitue un facteur d'attraction impératif *dans les conditions de nos observations.*

2° Une cage de type A est éclairée en permanence par deux tubes fluorescents disposés au-dessus de la plaque de verre supérieur. Ces tubes sont presque contre la plaque de verre (écart de 2 mm). La population de la cage est importante, 2 à 3 000 mouches. Après un certain temps, 15 jours à 1 mois, si l'on retire la plaque de verre, on constate que les déjections accumulées des mouches forment un dessin caractéristique où l'emplacement des deux tubes apparaît comme très clair entre trois zones d'accumulation foncées. Mais si les tubes sont écartés de 3 cm de la plaque de verre, on obtient une figure différente, où seule une zone d'accumulation apparaît au centre (fig. 32).

Nous avons pris les plaques de verre ainsi marquées, et nous avons effectué des comptages de ces déjections en divisant la plaque transver-

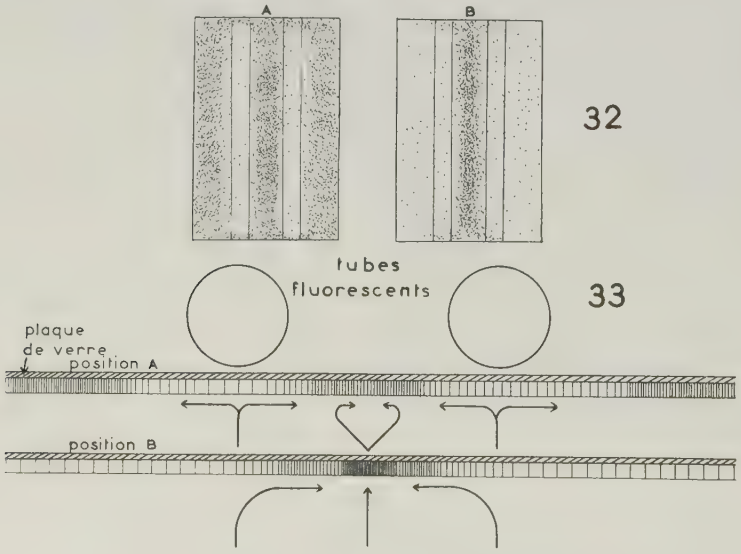


Fig. 32. — Vitres supérieures couvertes de déjections dans deux cages : A, les tubes fluorescents sont contre la vitre; B, les tubes fluorescents sont à 3 cm de la vitre.

Fig. 33. — Représentation de la densité des déjections (donc des stationnements de mouches) suivant la position de la plaque de verre par rapport aux tubes fluorescents. Les flèches indiquent les trajets suivis par les mouches dans les deux cas.

salement en carrés de 1 cm de côté. Plusieurs comptages totalisés nous ont permis de tracer un schéma donnant une représentation directe des variations de concentration (fig. 33). Nous estimons que cette « copométrie » nous donne une image assez exacte de la répartition des mouches stationnant sur la vitre (les données étant accumulées sur une longue période). Or nous constatons que sur la vitre située contre les tubes, les mouches se répartissent de part et d'autre de chacun des tubes, donc dans les zones médiane et latérales; sur la vitre située à 3 cm des tubes, les mouches se concentrent dans la zone médiane uniquement.

L'explication nous paraît être la suivante : jusqu'à 3 cm des tubes, les mouches sont attirées par l'ensemble des deux tubes, se heurtent à la plaque de verre, et se fixent sur cette plaque à l'endroit où elles égalisent les perceptions lumineuses, sous l'influence d'un phototropisme positif. Lorsque la plaque est contre les tubes, les mouches arrivent donc en vol beaucoup plus près des tubes, à une distance telle qu'il y a photopathie : les mouches qui se fixent le font soit entre les deux tubes et sont alors « bloquées » entre deux photopathies de sens contraire, soit à l'extérieur de cette zone.

L'observation directe confirme ces conclusions. Dans le cas de la plaque contre les tubes, les mouches arrivent en vol le plus souvent exactement sous un des tubes mais ne se retournent pour se fixer qu'à l'écart du tube. D'autre part les mouches situées dans les zones latérales se tiennent pour la plupart orientées avec la tête située à l'opposé du tube, comme pour éviter la perception de la source lumineuse.

Ce comportement paraît constituer un cas assez typique de télotactisme, suivant la terminologie actuellement en faveur. Entre les distances de 3 cm et 2 mm se situerait le « point d'inflexion » tel qu'il est défini par VON BUDDENBROCK. Mais ceci s'applique à la mouche en mouvement; la notion de photopathie intervient utilement pour caractériser le choix du point de fixation.

b) *Influence de l'éclairement sur le comportement de ponte.*

Nous avons réalisé pour l'étude de ce facteur une série d'expériences dont le détail a déjà fait l'objet d'une publication (FÉRON, 1957), ce qui nous permet d'en indiquer seulement le principe et les résultats.

Principe des expériences.

Un fruit est suspendu dans une cage contenant un certain nombre de mouches femelles mûres, et éclairé soit par-dessus, soit par-dessous, soit dessus et dessous à la fois, soit laissé entièrement dans la pénombre (fig. 34). Après un certain temps, le fruit est retiré, le nombre de trous de ponte est compté en même temps que sont notés la position des trous sur le fruit et le nombre d'œufs par trou.

Le fruit utilisé était la poire, facile à manipuler et homogène quant à la couleur. Par contre, la dissymétrie du fruit créait une difficulté; ceci nous a conduit à réaliser tous les essais successivement avec les fruits suspendus à l'endroit (pédoncule en haut) et à l'envers (pédoncule en bas).

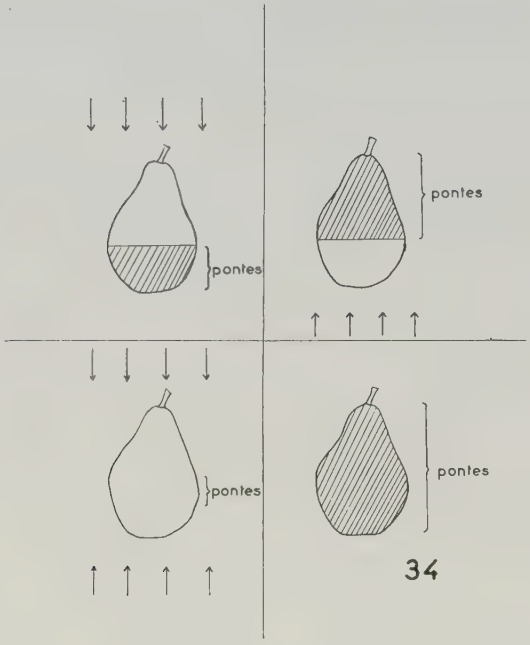


Fig. 34. — Répartition des pontes sur un fruit en fonction de l'éclairement. Partie éclairée 2 500 lux, partie ombrée 30 lux.

L'éclairage était réalisé par des tubes fluorescents donnant au niveau du fruit une intensité d'éclairement de 2 500 lux en regardant la source lumineuse, et 30 à 50 lux du côté opposé. Des précautions étaient prises pour que le fruit présente aussi nettement que possible une zone éclairée et une zone ombrée.

Chaque expérience était répétée 5 fois; l'ensemble des résultats a fait l'objet d'une analyse très complète (effectuée par notre collègue J. Arnoux) dont nous donnons les résultats ci-après. Il faut remarquer ici que la méthode exéprimentale employée a permis à l'analyse de mettre en évidence des caractéristiques du comportement plus complètes que celles recherchées au départ, c'est-à-dire débordant le seul problème de l'emplacement de la ponte en fonction de l'éclairement.

Résultats des expériences.

— *L'intensité lumineuse joue un rôle d'excitant pour l'activité de*

ponte. Une ambiance où l'intensité lumineuse est de 2 500 lux induit un plus grand nombre de pontes qu'une ambiance de 50 lux. Cependant à un rapport de 1 à 50 pour les intensités lumineuses ne correspond qu'un rapport de 1 à 1,5 environ pour le nombre de trous de ponte effectués.

Ce phénomène correspond à ce que FRAENKEL et GUNN (1940) nomment une *orthocinèse.*

— *Si la mouche a le choix sur le fruit entre une zone éclairée* (2 500 lux) *et une zone ombrée* (30 à 50 lux), *elle choisit de préférence pour pondre la zone ombrée.* Dans ce cas les pontes sont situées très nettement sur la partie ombrée du fruit. Par contre si le fruit est soumis à deux éclairages opposés à forte luminosité les pontes sont réparties surtout à la ceinture du fruit. Et dans le cas de deux éclairages opposés à faible luminosité, les pontes sont réparties sur toute la surface du fruit (fig. 34).

— *La même intensité lumineuse qui active le comportement de ponte est évitée par la mouche au moment même du choix du lieu de ponte.* Ceci résulte des deux observations précédentes, et peut être rapporté à la notion de *photopathie* que nous avons examinée précédemment.

— *Indépendamment du facteur lumière, la mouche pond de préférence à la partie inférieure d'un fruit.* Cette observation résulte de l'analyse et se rapporte à un réflexe de position dans l'espace.

— *Le nombre d'œufs déposé par trou est en moyenne de 4 environ (exactement 3,8) quelles que soient les conditions expérimentales réalisées.* Ce résultat intéressant montre que si le choix de l'emplacement de ponte est conditionné par les facteurs du milieu ambiant, l'acte de dépôt des œufs n'est absolument pas influencé par ces mêmes facteurs. Ce résultat s'inscrit d'ailleurs dans les normes reconnues par divers auteurs, signalant qu'au cours d'un même acte de ponte, une femelle peut déposer de 0 à 9 œufs. Il semble par contre infirmer le fait souvent signalé que les femelles de *C. capitata* pondent facilement dans des blessures de l'épicarpe, et notamment dans des trous de ponte déjà existants. Nous n'avons en effet trouvé dans nos comptages que très peu d'accumulations d'œufs dans la même loge; nous examinerons plus loin ce phénomène.

Par contre, le nombre de piqûres sans œuf est assez important, ce qui suffirait à montrer que le réflexe de piqûre de ponte ne dépend pas de la présence, chez la femelle, d'œufs prêts à être pondus.

2° SIGNAUX PROPRES AU FRUIT.

Il s'agit, nous le rappelons, d'une étude expérimentale, aussi les fruits utilisés sont-ils le plus souvent des fruits artificiels, ce qui permet de faire varier de façon assez précise leurs caractéristiques.

a) *Texture de la surface.*

Une série d'observations variées nous a permis de connaître quel-

ques-uns des facteurs pouvant favoriser ou inhiber le réflexe de piqûre de ponte.

Facteurs d'inhibition.

Un fruit qui vient d'être pelé, une poire par exemple, reçoit de nombreuses visites de mouches, mais on ne constate aucun acte de ponte; les mouches se nourrissent du jus du fruit. Mais lorsque la surface pelée s'est desséchée, des tentatives de ponte peuvent être observées, aboutissant à la confection de loges et au dépôt d'œufs.

Le même phénomène peut être observé en utilisant une pomme de terre, qui ne présente apparemment pas les qualités gustatives d'un fruit.

Une sphère de gélose, humide en surface, reçoit des visites, avec succion, mais pas de ponte. La même sphère recouverte de paraffine reçoit des pontes.

N'importe quel fruit artificiel en matière plastique reçoit des tentatives de ponte à condition que sa surface ne soit pas humide.

L'humidité de la surface est donc un facteur d'inhibition, probablement en agissant sur les tarses pour déclencher le réflexe de succion, lequel inhiberait le réflexe de ponte, (le seuil d'excitabilité du réflexe de succion serait situé à un niveau plus bas que celui du réflexe de ponte). Nous verrons en effet qu'une blessure du fruit, qui n'est détectée que par la trompe, provoque immédiatement le réflexe de ponte.

Certaines structures particulières empêchent la ponte. Des textures cotonneuses : certains fruits artificiels vendus dans le commerce pour ornement, des pêches par exemple, apparemment très bien imitées, alors que les pêches vraies sont un des fruits les plus attaqués.

Certaines plastilines utilisées pour faire des fruits artificiels ne reçoivent jamais de pontes. Elles en reçoivent dès qu'elles sont couvertes d'une pellicule de paraffine. Wiesman notait le même phénomène pour *Rhagoletis cerasi*. Il y a pourtant des visites; un facteur de perception par les tarses doit agir comme inhibiteur. Des plastilines mises depuis peu en vente sur le marché ne sont par contre pas inhibitrices, et reçoivent des pontes.

Facteurs favorables.

Toute surface lisse et sèche reçoit des tentatives de ponte. Des fruits duveteux comme la pêche reçoivent aussi facilement des pontes.

b) *Forme du fruit.*

Nous avons pensé tester l'influence sur le réflexe de ponte de la courbure du fruit. Nous avons pour cela utilisé des fruits artificiels en plastiline enrobés de paraffine, et exposés 24 heures dans une cage d'élevage. Le nombre et l'emplacement des trous de ponte étaient comptés, ainsi que les nombres d'œufs (fig. 35).

Compétition sphère-cube.

Entre sphères de 40 mm de diamètre, et cubes de 40 × 40 mm. Le résultat global de 6 essais a été le suivant :

	NOMBRE DE TROUS	TROUS AVEC ŒUFS
Sphère	49	42
Cube	4	2

Une estimation des nombres de visites reçues a été faite en comptant le nombre de mouches se trouvant sur sphères et cubes, chaque 15 minutes pendant 5 heures, ce qui a donné : sphère, 181;

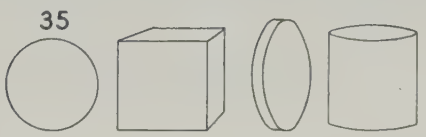


FIG. 35. — Fruits artificiels en plastiline : sphère, cube, disque, cylindre. La mouche pond de préférence sur les surfaces courbes.

cube 186; ce qui montre que sphères et cubes recevaient à peu près les mêmes nombres de visites.

Les nombres d'œufs pondus ont été de 147 pour les sphères, soit 3,5 œufs par trou, et 2 et 7 pour les cubes.

Compétition sphère-disque.

Entre sphères de 40 mm. de diamètre et disque de 50 mm de diamètre et 5 mm d'épaisseur. Le résultat de 2 essais a été le suivant :

	NOMBRE DE TROUS	TROUS AVEC ŒUFS
Sphère	66	58
Disque	3	2

Sur le disque les trous étaient situés sur la tranche. Les nombres d'œufs pondus ont été de 228 pour la sphère, soit 3,9 par trou en moyenne, et 3 et 1 pour le disque.

Compétition cube-cylindre horizontal.

Entre cubes de 40 mm et cylindres de 40 × 40 mm. Le résultat de 2 essais a été le suivant :

	NOMBRE DE TROUS	TROUS AVEC ŒUFS
Cube	3	1
Cylindre	9	1

Sur le cube les trous étaient situés sur les faces latérales; sur le cylindre sur la partie courbe.

Compétition cylindre-disque.

Les résultats ont été les suivants :

	NOMBRE DE TROUS
Cylindre	45
Disque.....	3.

Sur le cylindre, les pontes étaient toutes situées sur la surface courbe.

Ces quelques expériences nous montrent que *la mouche choisit de préférence pour pondre une surface courbe*, ceci probablement en raison d'un réflexe de posture, duquel aussi il est difficile de séparer l'action d'exploration précédant le choix du lieu de ponte.

Il faut enfin remarquer que les nombres d'œufs déposés ont été en moyenne voisins de 4; dans d'autres essais de ponte sur cubes non relatés ici, nous avons obtenu 136 œufs pour 38 trous, soit 3,6 œufs par trou. Nous rappelons que cette même moyenne de 4 œufs a été obtenue dans les essais portant sur l'action de la lumière. Or, dans des fruits en plastiline, les conditions de dépôt des œufs paraissent bien anormales. Ceci paraît confirmer un fait important, à savoir que, une fois le forage du trou de ponte exécuté, *le dépôt des œufs dépend exclusivement d'une impulsion interne de la femelle.*

c) *Dimensions du fruit.*

Nous avons effectué un essai avec des sphères de plastiline enrobées de paraffine. Les résultats ont été les suivants :

Diamètre en centimètres ...	1	1	2	4	6
Trous de ponte.....	0	0	0	7	41
Trous avec œufs.....	0	0	0	5	36

D'autres essais nous ont encore montré que des sphères de 1 et 2 cm de diamètre de recevaient pas de pontes. Nous n'attendions pas de résultats très nets de tels essais, de la part d'un insecte qui peut attaquer des fruits aussi différents que le Raisin et le Pamplemousse. La spécificité de réaction est évidemment plus grande avec des insectes tels que la Mouche de la Cerise, *Rhagoletis cerasi* qui pond dans des fruits artificiels de 4 à 24 mm de diamètre (Wiesmann, 1937), ou la Mouche de l'Olive, *Dacus oleae*, qui pond de préférence dans des fruits artificiels de 10 à 30 mm de diamètre (Féron, non publié).

d) *Couleur du fruit.*

Les expériences portant sur le vol vers des boules de couleurs différentes ont permis également de mettre en évidence une différence de sensibilité des femelles pour le déclenchement du réflexe de ponte. L'examen des tableaux VII et VIII montre que, dans les conditions de nos expériences, les boules de couleur verte sont celles qui reçoivent

le plus de piqûres de ponte (relativement aux nombres de visites); même lorsque le jaune reçoit plus de visites (dans le cas des couleurs vives), c'est encore le vert qui reçoit, proportionnellement, le plus grand nombre de piqûres. Les couleurs rouge, bleue et blanche reçoivent beaucoup moins de piqûres, le phénomène étant plus irrégulier, comme on pouvait s'y attendre, avec des couleurs pâles.

La couleur du fruit paraît donc jouer un rôle en favorisant plus ou moins le déclenchement du réflexe de piqûre. Mais nous ne tirerons pas de nos observations des conclusions, renvoyant pour cela aux réserves formulées lors de l'étude du pouvoir attractif des couleurs.

3° Influence de perforations déja existantes.

Les quelques auteurs ayant observé la ponte de *C. capitata* ont remarqué que des blessures dans l'épicarpe des fruits reçoivent facilement des pontes; plus particulièrement un premier trou de ponte peut induire le réflexe de ponte chez d'autres femelles, et il arrive que l'on trouve plusieurs pontes accumulées dans la même loge. Le phénomène vaut que l'on s'y arrête, car il n'est pas général; chez d'autres Trypetides, telles *Rhagoletis cerasi* ou *Dacus oleae*, une blessure du fruit, une piqûre de ponte, une piqûre artificielle n'induisent jamais le réflexe de ponte, et l'on trouve toujours un seul œuf déposé; il existe par contre chez *Dacus dorsalis* et *Strumeta tryoni* (Allman, 1939).

Nous avons d'autre part remarqué, lors de nos expériences sur l'action de la lumière que dans des conditions où nous opérions, il y avait très rarement accumulation de pontes dans une même loge. Nous pensons, à la suite d'observations nombreuses, pouvoir expliquer cette contradiction apparente. Nous examinerons ensuite les signaux entrant en jeu dans ce comportement.

a) *Comportement particulier.*

Lorsque la femelle en exploration sur un fruit rencontre une blessure de l'épicarpe, elle marque un temps d'arrêt, la trompe sur la blessure, puis elle avance un peu et cherche à placer l'extrémité de l'oviscapte dans la blessure; dès qu'elle y est arrivée, elle enfonce l'oviscapte pour déposer ses œufs.

Ce comportement devient très curieux à observer lorsque la blessure de l'épicarpe est très petite (perforation faite avec une épingle ou ancienne piqûre de ponte). La femelle repère le trou avec sa trompe, *avance au-dessus du trou*, cherche à y placer la pointe de son oviscapte, mais le plus souvent n'y arrive pas. Après quelques tâtonnements infructueux, la mouche *se retourne* pour retrouver le trou avec sa trompe, avance à nouveau et recommence ses essais. Ce manège peut se reproduire plusieurs fois de suite, mettant en évidence une certaine « *maladresse* » de la femelle, qui ne sait pas placer son oviscapte à l'endroit

détecté par la trompe; très souvent c'est en avançant un peu trop que la femelle « rate » le trou. Ce qui n'est pas moins curieux c'est ce retournement de la femelle pour repérer à nouveau avec la trompe un trou que n'a pas su trouver l'oviscapte ! Faut-il invoquer une mémoire à l'échelle réduite de ce comportement, ou bien ne s'agit-il pas plus simplement d'une perception de la tension de vapeur d'eau émanant du trou? Mais nous avons pu observer ceci : une mouche dans un pondoir artificiel repère un trou, avance et cherche à y introduire son oviscapte; en avançant elle se trouve la trompe au-dessus d'un autre trou semblable au premier; or la mouche n'arrivant pas à placer son oviscapte *se retourne* pour repérer à nouveau le premier trou avec sa trompe; cette observation est en faveur de l'hypothèse-mémoire.

Lors de nos comptages de trous de ponte dans les expériences d'éclairement, il nous arrivait souvent de trouver des trous extrêmement proches les uns des autres, 1 à 2 mm, et dont les loges souvent se rejoignaient. L'observation directe nous montrait aussi que la femelle ayant repéré un trou finissait généralement, après plusieurs essais infructueux, par percer un nouveau trou très près du précédent. Ceci est valable dans un fruit comme une poire tendre, facile à perforer. Dans un fruit à épicarpe dur, comme une orange, *a fortiori* dans un fruit artificiel en matière plastique, la mouche poursuivra ses efforts jusqu'à trouver le trou existant, ce qui explique des accumulations de pontes.

Ce comportement particulier de *C. capitata* a été utilisé par Sacantanis (1951) pour réaliser un élevage sur banane, fruit normalement non attaqué, en raison de son épicarpe trop dur; la perforation de l'épicarpe de nombreux trous d'épingle permet aux mouches de déposer leurs œufs dans la pulpe. Le même réflexe est utilisé dans notre pondoir artificiel.

b) *Les signaux en jeu.*

Lorsque l'on utilise des fruits artificiels en plastiline enrobés de paraffine, on remarque que des perforations ne provoquent aucune réaction chez des femelles en exploration. Ce n'est donc pas la perception de la rupture de l'épicarpe qui retient la femelle, mais la perception d'un signal à travers cette rupture.

Légende de la planche

Fig. 36. — Fruit artificiel percé de 3 rangées de trous : A, le fruit est vide, les mouches ne s'intéressent pas aux troux; B, un petit morceau d'écorce d'orange au centre du fruit déclenche une intense activité sexuelle (chaînes de mâles) et les femelles montrent un peu d'intérêt pour les trous; C, un petit coton humide au centre du fruit déclenche une intense activité de ponte des femelles dans les trous.

36
a

36
b

36
c

Pour préciser le signal en cause, nous avons utilisé un fruit artificiel constitué d'une sphère en plastique creuse, de 6 cm de diamètre, de couleur jaune. Nous avons perforé cette sphère de trois rangées de trous distants entre eux de 1 cm, environ, suivant des diamètres verticaux (fig. 36).

1° La sphère était suspendue dans une cage contenant des mâles et des femelles. Les mouches venaient rapidement se poser sur la sphère; au cours de leur exploration, les femelles ne marquaient aucun intérêt pour les trous, même lorsqu'elles passaient dessus; de nombreuses tentatives de perforation étaient pourtant constatées en des endroits quelconques. Ceci confirme qu'*il n'y a pas d'effet de contact*, pas de perception tactile efficace.

2° Nous avons suspendu au centre de la sphère un morceau de pulpe de banane. Aussitôt les femelles ont marqué de l'intérêt pour les trous et se sont efforcées en grand nombre, après exploration avec la trompe, d'y introduire leur oviscapte. Le même résultat mais moins marqué, a été obtenu en utilisant un morceau de carotte.

3° Nous avons suspendu au centre de la sphère un très petit morceau d'écorce d'orange odoriférant. Les femelles se sont rassemblées en plus grand nombre dans la zone de trous, sous l'influence probablement d'une chimiotaxie positive, mais ont marqué un intérêt restreint pour les trous eux-mêmes; trois ou quatre trous sur une vingtaine faisaient l'objet de tentatives de pénétration de l'oviscapte. *Le signal olfactif ne paraît donc pas déterminant.*

4° Nous avons suspendu au centre de la sphère un simple morceau de coton hydrophile imbibé d'eau. Les femelles ont aussitôt montré un intérêt considérable pour les trous; après quelques minutes plus de 15 trous étaient occupés par des femelles; de nombreux œufs étaient, par la suite, retrouvés à l'intérieur de la sphère. *La tension de vapeur d'eau très élevée du milieu intérieur de la sphère conditionne donc la ponte, et doit être considérée comme constituant le signal efficace.*

Une conséquence de ce résultat a été la mise au point d'un pondoir artificiel pour *C. capitata* tel qu'il est décrit au début de cette étude. La seule présence d'un tissu humide suffit à déclencher le réflexe de ponte dans les trous percés à travers la matière plastique. Les trous ont été faits assez gros pour que les femelles ne s'épuisent pas à en chercher l'ouverture avec leur oviscapte.

F. Le dépôt des œufs

Nous avons vu à plusieurs reprises que l'acte de dépôt des œufs dans la loge est tout à fait indépendant des facteurs qui ont conditionné le choix du lieu de ponte et la perforation au moyen de l'oviscapte. Une fois l'oviscapte enfoncé, le nombre d'œufs déposés reste en moyenne

invariablement le même (0 à 9 œufs, moyenne 4), quel que soit le substrat : pulpe de fruit, gélose, plastiline, étoffe humide. Il ne semble donc pas exister une sensibilité particulière de l'oviscapte.

Cet acte ne présente donc apparemment pas pour notre étude du comportement de ponte un caractère intéressant, puisqu'il ne doit être considéré que comme une conséquence automatique de l'acte de perforation; cette conséquence est uniquement fonction de la présence ou non d'œufs prêts à être pondus, et n'est, nous l'avons vu, que très secondaire par rapport au comportement de piqûre, qui, lui, ne dépend pas essentiellement de la présence d'œufs prêts à être pondus.

G. Le comportement après la ponte

Nous avons vu que MARTELLI a donné une description très sommaire du comportement curieux qui suit, chez *C. capitata*, le dépôt des œufs. Dans la description que nous avons donnée de la séquence d'ensemble du comportement de ponte, nous indiquons le schéma de ce comportement qui suit la ponte proprement dite. Ce schéma comporte deux actions fondamentales qui méritaient d'être examinées en détail : le retournement de la mouche, et ce que nous avons appelé « la danse ».

1° LE RETOURNEMENT. — LA SUCCION. — LE PROBLÈME DES PIQURES DE NUTRITION.

Lorsque la femelle de *C. capitata* pond dans un fruit, après le temps d'immobilisation correspondant au dépôt des œufs. elle sort son oviscapte du trou et l'invagine (contrairement à ce qu'indique MARTELLI) parfois après un rapide nettoyage avec les pattes postérieures; puis la mouche se retourne et porte son proboscis au contact du trou de ponte.

Tels sont les faits qui apparaissent à l'observation. MARTELLI ajoute « *et se met à sucer un peu* ». Or cette question de nutrition après piqûre de ponte étant retrouvée chez de nombreux insectes de tous ordres, et spécialement chez les *Trypetidae*, nous avons jugé utile de nous y arrêter.

Chez les *Trypetidae*, nous en retrouvons de nombreuses notations. MARTELLI (1908) signale ce même retournement avec succion chez *Dacus oleae* (mais la femelle a déjà réussi à tâter avec le proboscis, pendant la ponte même, la piqûre qui est faite en dessous du corps). BOYCE (1934) pour *Rhagoletis completa*, DINGLER (1934) pour *Platyparea poeciloptera*, FRICK (1954) pour *Rhagoletis cingulata*, MAHER (1957) pour *Dacus ciliatus*, signalent cet acte de retournement et de succion. Par contre LABEYRIE (1957) indique que chez *Phyllophylla heraclei* il n'y a pas alimentation après piqûre. Pour *Dacus brevystilus*, CHERIAN (1939) indique la succion de la gouttelette exsudant de la piqûre.

Ce comportement est à rapprocher du problème des piqûres de nutrition, ou piqûres nutritiales, qui a été souvent discuté. Il est un fait que chez de nombreux insectes qui ne sont piqueurs qu'avec une tarière destinée à la ponte, il y a ensuite succion du liquide qui exsude de la blessure. Nous venons de le voir pour les *Trypetidae ;* il existe chez d'autres Diptères, tel *Agromyza andalusica* (Ricchello, 1928); et le fait est bien connu chez de nombreux Hyménoptères parasites, pour lesquels l'alimentation aux dépens de l'hôte constituerait, en outre, un facteur de fécondité; Marchal (1905, 1909) en signalait déjà quelques exemples frappants. Cependant Labeyrie (1960) conteste cette interprétation dans le cas de *Diadromus* sp. et suggère que la femelle « *après avoir retiré sa tarière de l'hôte, essuierait celle-ci avec ses pattes, qui seraient à leur tour souvent nettoyées par les mandibules. Les mandibules entreraient ainsi indirectement en contact avec le contenu de l'hôte, ce qui pourrait provoquer ultérieurement une prise de contact directe* ». Cette interprétation oublie la possibilité d'une sensibilité directe des tarses, mais ce qui nous intéresse, c'est qu'elle ramène ce comportement à un réflexe simple.

Il paraît en effet surprenant qu'un insecte comme *C. capitata* pique un fruit pour se nourrir à l'aide d'un organe destiné à la ponte (on est en droit de se demander dans ce cas comment font les mâles, dépourvus de tout organe de perforation?). C'est pourtant la confusion apportée par de nombreux auteurs qui parlent de « piqûres nutritiales » chaque fois qu'il y a eu piqûre sans dépôt d'œufs. On comprend par contre beaucoup plus facilement le comportement d'insectes comme certains Anthonomes par exemple, qui pratiquent tout d'abord une perforation dans le tissu végétal au moyen de leur rostre, avant d'y déposer un œuf et pour lesquels une perception gustative conditionne l'acte de ponte (Grison, 1957).

Séguy (1934) émet une hypothèse plus sérieuse, à savoir que, chez diverses *Trypetidae*, ce phénomène pourrait être en rapport avec la contamination de l'œuf par des symbiontes. Mais Petri (1910) a montré que chez *Dacus oleae* les symbiontes sont transmis à l'œuf pendant son passage dans l'oviscapte.

Nous avons porté notre attention sur ce comportement de la femelle de *C. capitata* et nous avons constaté :

1. Qu'il y a retournement après piqûre d'un fruit même si aucune gouttelette ne sort.
2. Que dans des pondoirs artificiels il y a également retournement alors que le pondoir ne contient pas de liquide (mais seulement un tissu humide).
3. Que lorsque la femelle a piqué un fruit artificiel en plastiline parfaitement anhydre, *il y a également retournement*, avec prospection de la trompe qui cependant dans ce cas ne trouve généralement pas le trou, ou ne s'y arrête pas.

4. Que si la femelle est troublée (par le passage d'un autre insecte par exemple), au moment où elle retire sa tarière, elle n'effectue pas le retournement, et entreprend alors directement la « danse ».

Nous en concluons que le retournement de la femelle après retrait de la tarière est un acte inscrit dans la séquence normale du comportement de ponte, mais à caractère fugitif et non impératif (nous verrons qu'il n'en est pas de même de la danse).

D'une façon plus générale, nous croyons pouvoir affirmer que *la femelle de* C. capitata *ne pratique pas de piqûres de nutrition au sens où on l'entend communément.* Nous estimons que chaque fois qu'il y a piqûre, *il s'agit d'un comportement de ponte*, dont nous savons qu'il peut se produire même lorsque la femelle n'a pas d'œufs à déposer. Ce n'est que secondairement, et dans une certaine mesure par hasard, que la femelle profite pour s'alimenter du liquide qui peut exsuder de la blessure ainsi faite. Pourquoi alors ce retournement? il faudrait admettre qu'il s'agit d'un réflexe acquis à l'espèce, dont l'origine serait une perception soit tarsienne, soit plutôt labellaire, du jus du fruit piqué. Peut-être faut-il rappeler ici le comportement décrit plus haut de la femelle cherchant à introduire sa tarière dans un trou, n'y arrivant pas, et se retournant pour repérer à nouveau le trou avec sa trompe. Il semble que ces deux actes soient comparables.

Nous pensons qu'il en est de même chez les autres Trypétides, et que lorsque des piqûres sont signalées de la part de femelles ne pondant pas (Frick), il s'agit de femelles ayant acquis la maturité du comportement de ponte avant celle des ovaires eux-mêmes (comme la maturité de comportement sexuel peut précéder celle des gonades).

2° La danse.

Après le retournement décrit ci-dessus, la femelle sort à nouveau complètement son oviscapte et procède sur place à un nettoyage rapide de cet oviscapte et de sa gaine au moyen des pattes postérieures.

Commence alors un manège très particulier: la mouche garde les ailes écartées latéralement de l'oviscapte très étendu frottant sur l'épicarpe du fruit; elle part alors en une marche rapide débutant parfois par quelques « huit » décrits sur l'emplacement de ponte, puis le cheminement se poursuit sur toute la surface du fruit, en ligne brisée, ou en « zig zag » bien marqués. La tarière frotte à tel point sur le fruit qu'à chaque changement de direction de la mouche elle s'incurve. Au cours de ce cheminement les obstacles du fruit, blessures, trous de ponte ne provoquent que de courtes hésitations (la mouche arrive ainsi parfois à revenir à son trou de ponte) (fig. 37).

Ce comportement que nous avons appelé « danse » en raison de son caractère rythmé, peut être interrompu par exemple par une rencontre avec une autre mouche; la tarière de la première femelle est

alors rentrée et un combat peut suivre; mais ensuite la femelle reprend sa danse.

Cette danse apparaît donc comme un comportement obligé, à caractère plus impératif que le retournement. Sa durée peut dépasser 2 minutes. Lorsqu'elle est terminée, elle peut être aussitôt suivie d'un nouvel acte de ponte (ainsi une femelle en 40 minutes a effectué sans quitter le même fruit 4 actes de ponte, déposant 6, 7, 2 et 5 œufs).

Quelle est la signification ou l'utilité de cette danse? Nous serions tenté de l'attribuer à un besoin de séchage de l'oviscapte mouillé par le jus du fruit piqué. Nous avons signalé chez *Acanthiophilus helianthi* (Féron, 1960), que cette Trypétide après la ponte fouettait l'air à plusieurs reprises avec son oviscapte étendu. Ces deux comportements trouveraient la même explication. Mais le fait que la femelle de *C. capitata* présente encore sa danse après ponte dans un fruit artificiel en plastiline laisserait supposer, comme pour le retournement, qu'il y a eu stéréotypie d'un acte au-delà de sa nécessité propre?

Fig. 37. — Femelle exécutant sa « danse » après la ponte.

Fig. 38. — Agressivité entre femelles dans leur exploration pour la ponte. La femelle du centre arrive en attitude agressive. Sa voisine et celle en-dessous réagissent en attitude défensive.

H. Les phénomènes d'agressivité

L'agressivité entre individus de *C. capitata* mérite une mention particulière, puisque nous la retrouvons à diverses étapes du comportement de reproduction. C'est cependant au cours de la phase d'exploration du fruit par la femelle que l'agressivité est la plus marquée.

Deux attitudes très différentes, et le plus souvent complémentaires, peuvent être remarquées (fig. 38).

1° Une attitude que nous appellerons « agressive »; la femelle en présence d'un autre insecte se dresse sur ses pattes antérieures, tient

ses ailes écartées et tordues en hélice, animées de mouvements d'élévation et abaissement assez lents, et non continus, la tête restant immobile. En même temps qu'elle lève les ailes, la femelle effectue souvent des déplacements latéraux, décrivant parfois un arc de cercle centré sur l'adversaire.

2° Une attitude que nous appellerons « défensive », car elle caractérise généralement la mouche provoquée par la première attitude; la mouche répond par l'aplatissement des ailes sur le corps qui n'est pas dressé mais plutôt abaissé; la tête est animée sporadiquement de mouvements de rotation rapide autour du cou (ces mêmes mouvements exécutés par le mâle à l'approche de la femelle pendant la parade).

C'est généralement la mouche à allure agressive qui avance vers l'autre et prend l'initiative de l'attaque qui se traduit par une impulsion brusque vers l'adversaire; il arrive cependant que la mouche à allure défensive courre très rapidement vers la première, et l'oblige à fuir.

Le plus souvent une des attitudes est opposée à l'autre mais deux attitudes identiques peuvent se rencontrer. Nous avons remarqué d'autre part que deux mouches peuvent prendre l'une envers l'autre successivement l'une et l'autre attitude à quelques minutes d'intervalle. Le réflexe d'agressivité peut être déclenché par le passage en vol d'une mouche; également par la présentation à la femelle en exploration d'un petit objet, la pointe d'un crayon par exemple.

L'agressivité cesse dès que la femelle a commencé son travail de perforation. Une femelle en cours de ponte ne provoque généralement pas l'agressivité d'autres femelles en prospection; dans les rares cas où elle subit une agression, elle n'interrompt pas la ponte, mais seulement ramène ses ailes le long du corps.

Dans quelle mesure ce comportement agressif, que l'on retrouve aussi, moins marqué chez les mâles, pourrait-il être comparé au comportement sexuel? On peut en effet imaginer que le comportement sexuel représente une forme « ritualisée » du comportement agressif, suivant une expression employée pour d'autres animaux (*). Chez *C. capitata* il semble difficile d'établir une analogie de ce genre. Nous pourrions cependant remarquer que lorsque la femelle s'approche du mâle, elle reste les ailes écartées et ne prend pas l'allure « défensive » indiquée plus haut (sauf l'abaissement du corps); le mâle par contre réagit à l'approche de la femelle par vibration d'ailes et rotations de tête que l'on pourrait rapprocher de cette attitude « défensive ». La parade est le jeu réciproque de deux insectes dont les « moyens d'expression » sont limités; il n'est peut-être pas surprenant d'y retrouver certains des « moyens d'expression » du comportement agressif, autre jeu réciproque.

(*) Il serait peut-être plus objectif, en matière de comportement animal, de parler de *stéréotypie* plutôt que de ritualisation.

Chapitre III

ESSAI DE SYNTHÈSE

Une récapitulation des différents éléments de la séquence de ponte apparaît plus facile que celle entreprise plus haut pour le comportement sexuel. Nous avons en effet à faire, comme nous l'avons déjà souligné, à un seul insecte motivé pour un acte assez simple, et ayant à répondre à des signaux permanents émis par le fruit.

Nous nous proposons donc de résumer ici ce que nos observations nous ont appris sur les différentes composantes du comportement de ponte de *C. capitata*, en essayant de dégager les données essentielles et d'établir une sorte de hiérarchie des signaux en jeu. Nous essaierons en même temps de mettre en évidence, parmi les stimulus et signaux que nous avons analysés, ceux qui peuvent jouer un rôle important dans les conditions naturelles.

A. La motivation

Nous avons vu que la femelle de *C. capitata* peut présenter un comportement de ponte normal, jusqu'à la piqûre du fruit, alors que les ovaires ne sont pas encore arrivés à maturité. Ce comportement de ponte n'est pas parfait d'emblée, mais s'établit progressivement dans le perfectionnement de l'enchaînement des actes caractéristiques.

Comme pour le comportement sexuel, nous constatons qu'il n'y a pas liaison directe entre l'évolution ovarienne et l'acquisition du comportement de ponte, mais évolution plus ou moins parallèle et non nécessairement synchronisée. Nous faisons donc *une distinction entre la maturité de comportement de ponte et la maturité ovarienne.* Il y a déblocage, ou édification du processus nerveux ou encore induction de l'excitabilité sensorielle propre au comportement de ponte, indépendamment de l'évolution des ovaires.

Ce parallèle avec le comportement sexuel ne doit pas nous étonner, puisque nous pouvons considérer le comportement de ponte comme une manifestation secondaire du comportement sexuel (auquel même il peut se substituer, comme nous l'avons montré, dans certaines conditions).

De même une femelle qui a épuisé son stock d'œufs, ou une femelle dont les ovaires ont régressé, peut présenter encore, dans des circonstances favorables, le réflexe de ponte.

Autrement dit, *une fois établi le processus nerveux du comportement de ponte, ce comportement peut se dérouler lorsque les stimulus et*

signaux nécessaires sont réunis, indépendamment de la présence ou non d'œufs dans les ovaires.

Une conséquence importante de ceci est que *tout acte de piqûre d'un fruit est un comportement de ponte ;* nous n'admettons pas l'expression « *piqûre nutritiale* » qui, comme nous en avons discuté plus haut, suppose un détournement difficilement concevable du comportement de ponte. La nutrition après piqûre apparaît, dans l'acte correspondant du retournement de la femelle, comme un réflexe peut-être ritualisé (ce qui est une autre façon de parler de réflexe acquis, et correspond dans une certaine mesure aux « *activités à vide* » de LORENZ) n'atteignant qu'occasionnellement son but primitif (*).

FRICK signale pour *Rhagoletis cingulata* et *R. fausta* que les femelles avant maturité piquent abondamment les fruits de ce qu'il appelle, à tort pensons-nous encore, des « *piqûres nutritiales* ». Il ajoute par contre que les femelles pondent dès que les œufs sont mûrs dans les ovaires (sans rapport avec la maturité du fruit). Nous avons constaté, chez *R. cerasi*, le même phénomène, qui doit probablement être interprété comme nous le faisons pour *C. capitata*.

B. Les stimulus

Une *température élevée* favorise le comportement de ponte. RIVNAY (1950) signale que le seuil d'activité des femelles pour la ponte est de 16 °C et l'optimum 27-28 °C ; cet auteur n'a cependant pas examiné le comportement de ponte en dehors de la maturité ovarienne. Il faut aussi tenir compte dans la nature du rayonnement solaire, qui peut, même par température élevée, induire un comportement actif de la mouche (les insectes sont particulièrement sensibles au rayonnement infrarouge).

Nous avons montré également qu'une ambiance à haute *intensité lumineuse* favorise l'activité générale de la mouche, et plus particulièrement le comportement de ponte.

C. Les signaux

Une femelle de *C. capitata* motivée pour la ponte (maturité de la chaîne nerveuse correspondante), et située dans des conditions ambiantes (stimulus) permettant le déroulement du comportement de ponte, réagit en des actes successifs à des signaux émis par le fruit récepteur. Ces signaux, émis simultanément par le fruit, ne sont perçus que succes-

(*) L'abondance des piqûres de ponte sans œufs dans la nature, notamment sur les fruits d'agrumes et à certaines époques de l'année, a fait l'objet des préoccupations des pays producteurs d'agrumes. En effet ces piqûres visibles sur les fruits suffisent à les faire refuser à l'importation par les pays qui craignent l'introduction de *C. capitata* sur leur territoire. Ces piqûres se produisent surtout en automne et en hiver, à une époque où les conditions climatiques empêchent la maturité des mouches, mais où des journées ensoleillées favorisent le comportement de ponte « *à vide* ».

sivement par la mouche, au fur et à mesure des réponses, suivant le schéma maintenant classique du comportement.

Deux groupes de signaux correspondent aux deux séquences fondamentales du comportement de ponte : le vol vers le fruit et le choix de l'emplacement de ponte sur le fruit.

1° Le vol vers le fruit.

Nous avons vu que, dans nos études au laboratoire, le *signal olfactif* jouait un rôle tout à fait secondaire. Il est probable que l'on ne peut en dire tout à fait autant dans la nature. Rivnay (1954) accorde une grande importance à l'attraction à longue distance par les fruits mûrs, en remarquant que c'est dans les arbres à fruits mûrs que l'on capture les plus grands nombres de mouches. Il ajoute que cependant ces mêmes fruits ne seront pas forcément attaqués; nous avons pu également noter dans un verger des abricots encore verts bien attaqués, alors que des pêches mûres sur des arbres voisins ne l'étaient pas. Le problème des migrations de *C. capitata* et particulièrement des femelles mûres est important, puisque généralement, même dans les pays où l'Insecte est endémique, il est connu qu'il ne peut effectuer son cycle annuel sur une même espèce fruitière. Il faut donc que la Mouche se déplace d'un verger à l'autre, parfois sur de longues distances, pour assurer ses générations successives. Le signal olfactif doit effectivement jouer là un rôle prépondérant.

Au cours de piégeages pratiqués avec une solution de phosphate d'ammonium, dans un verger de pêchers, nous avons pu constater que, après la récolte totale des fruits, les captures devenaient brusquement plus importantes; mais en même temps la proportion de femelles passait de 75-100 % à 30 %. Martin (1953) obtient exactement les mêmes résultats qui semblent confirmer le fait suivant : dès qu'il n'y a plus de fruits, les femelles mûres émigrent vers d'autres vergers (les mâles par contre deviendraient plus sensibles à l'attractif chimique lorsque l'odeur des fruits aurait été éliminée, sans présenter le même phénomène de migration).

Par contre le *signal optique* constitué par le fruit suspendu nous est apparu comme fondamental à courte distance. Ce signal optique semble d'ailleurs assez simple : un volume régulier suspendu, présentant une brillance telle que la mouche en ait la perception (le volume n'intervient que parce que la mouche en a la perception visuelle quelle que soit sa position, et nous avons signalé que des rondelles de papier suspendues sont également visitées).

Nous avons présenté nos essais avec des supports colorés comme non concluants, en ce qui regarde une perception de longueurs d'ondes différentes. Et lorsque des auteurs signalent pour d'autres Trypetides, comme Baker (1944) pour *Anastrepha ludens*, que le jaune est plus attractif, il s'agit probablement, comme pour nos essais, d'une réponse

à la brillance la plus élevée pour la mouche (WIESMANN signale que *Rhagoletis cerasi* ne réagit pas différemment à des leurres de couleurs différentes). Le signal le plus efficace se situerait généralement au niveau du jaune, mais des variations peuvent exister, en fonction de facteurs non précisés, dues soit à l'ambiance, soit à l'état physiologique des mouches.

En définitive *il semble que le signal lointain soit d'ordre olfactif. et le signal à courte distance d'ordre optique.*

2° LE CHOIX DE L'EMPLACEMENT DE PONTE.

Nous savons que la femelle de *C. capitata* une fois posée sur le fruit procède à une exploration rapide sur la totalité de l'épicarpe, avant de se fixer pour pratiquer, au moyen de son oviscapte, la piqûre de ponte. Le choix de cet emplacement de ponte paraît être déterminé par des stimulus et signaux assez précis. On constate en effet sur des fruits, des zones privilégiées recevant un plus grand nombre de piqûres de ponte; et l'observation directe montre que plusieurs femelles peuvent présenter des essais de ponte au même endroit précis du fruit, en l'absence de toute perforation préexistante (BOYCE observe le même phénomène chez *Rhagoletis cingulata*).

Nous avons montré que le *stimulus lumineux* intervient de façon précise. Une photopathie pousse la mouche à fuir un rayonnement lumineux intense au moment du choix de l'emplacement de ponte. Ceci se retrouve dans la nature, où l'on constate souvent que les fruits les plus attaqués sont ceux qui se trouvent abrités par le feuillage; nous avons également signalé (FÉRON, 1957) que sur des pêches exposées au soleil nous avions trouvé les pontes groupées dans les parties ombrées des fruits, et MARTIN signale également que sur pêches les pontes sont trouvées plutôt sur les parties vertes (non exposées au soleil).

La *couleur du fruit* ne doit pas intervenir, mais peut-être sa brillance, pour favoriser ou peut-être parfois inhiber le réflexe de piqûre. Nous avons vu en effet que des supports de qualités optiques différentes ne recevaient pas, proportionnellement aux nombres de mouches présentes, les mêmes nombres de piqûres.

La *forme du fruit* joue un rôle dans la mesure où la mouche choisit les parties à courbure marquée plutôt que les parties sans courbure (réflexe de posture), et aussi dans le fait que la mouche choisit de préférence la partie inférieure du fruit. Mais le diamètre du fruit n'intervient pas, et nous ne constatons pas d'exigences comparables à celles trouvées par WIESMANN pour *R. cerasi*. Ceci, comme nous l'avons indiqué, n'est pas surprenant puisque *C. capitata* est extrêmement polyphage et attaque dans la nature des fruits aussi différents que le Raisin (rarement) et le Pamplemousse.

Un *signal olfactif* peut exister dans la mesure où certaines parties du fruit peuvent émettre plus fortement les parfums propres. Dans une expérience sur fruit artificiel, les mouches se rassemblaient dans la

zone émettrice d'une odeur de fruit. Le phénomène est difficilement vérifiable sur fruit naturel.

Un signal également d'ordre olfactif est apparu cependant comme fondamental à l'expérience, c'est *la tension de vapeur d'eau* perçue à travers l'épicarpe. Ce signal est mis en évidence lorsqu'existent des ruptures de l'épicarpe, et notamment des piqûres préexistantes; dans ce cas ce n'est pas la rupture mécanique qui est perçue, mais la présence d'un milieu aqueux sous-jacent. C'est la réponse à ce signal qui incite la femelle à introduire sa tarière dans un trou de ponte préexistant, d'où parfois accumulation des pontes. Mais nous avons signalé une maladresse, une imperfection de ce comportement qui aboutit donc le plus souvent à une nouvelle perforation très proche de la première. Allman (1939) avait déjà observé que *Strumeta tryoni* place ses œufs dans des piqûres existantes plus souvent que *C. capitata*. Aux Hawaï, où *Dacus dorsalis* supplante *C. capitata* depuis son introduction récente (1946), les chercheurs américains (Christenson, 1960) établissent cette concurrence au niveau de cette accumulation des œufs de l'une et l'autre espèce dans les mêmes loges de ponte. Il serait intéressant de savoir si les femelles de *D. dorsalis* ne présentent pas à cet égard un comportement plus parfait que celui de *C. capitata*.

Une fois le réflexe de piqûre déclenché, il se poursuit sauf impossibilité mécanique (fruits excessivement dûrs), et après confection d'une loge, le dépôt des œufs s'effectue sans qu'aucun facteur extérieur à la mouche ne semble jouer un rôle. Les nombres d'œufs déposés ne dépendent en effet d'aucun des signaux examinés plus haut, ni de la structure physique ou chimique du fruit, ni même des perturbations dans l'ambiance entourant la mouche (passage et agressivité, assez rare dans ce cas, d'autres mouches).

D. Les actes complémentaires

Nous avons examiné assez en détail le retournement de la mouche et le problème de l'alimentation sur la piqûre de ponte. Nos conclusions sont exprimées plus haut à propos de la motivation.

La curieuse « danse » après la ponte n'a pu faire de notre part que l'objet d'une description et d'une interprétation hypothétique (séchage de la tarière) quant à son origine, avec, comme pour le retournement, une *stéréotypie* du comportement qui se produirait désormais en l'absence de sa nécessité première.

ESSAI DE SYNTHÈSE GÉNÉRALE

La reproduction de *C. capitata* est régie par deux phénomènes qui doivent se succéder dans le temps : d'abord l'accouplement, qui assure la fécondation indispensable de l'œuf, puis la ponte, qui assure le dépôt de l'œuf dans le fruit, milieu propre au développement larvaire.

Nous nous sommes livré à une étude détaillée, par observation et expérience, des séquences qui permettent la réalisation de ces deux actions. Nous avons obtenu quelques données fondamentales qui permettent de tenter une explication schématique du comportement de l'Espèce dans ces phénomènes de reproduction, et de situer à leurs places respectives les stimulus et signaux essentiels entrant en jeu.

1° *Les mâles et les femelles, qu'ils soient ou non sexuellement mûrs, répondent d'une façon générale à certains signaux olfactifs.* Nous n'en avons pas abordé l'étude dans ce travail. La bibliographie nous donne d'ailleurs peu de renseignements précis à ce sujet, sauf pour toute une catégorie de produits que l'on peut classer dans les *attractifs alimentaires*, et dont les plus actifs sont les hydrolysats de protéines utilisés depuis quelques années dans la lutte contre la Mouche. Une étude de ce phénomène, assez difficile, nous conduirait d'ailleurs à établir une distinction, souvent oubliée, entre les produits réellement attractifs (provoquant une chimiotaxie), et les produits *rétenteurs* (*arrestant* pour les chercheurs américains); ces derniers ont seulement le pouvoir de retenir l'insecte lors de son vagabondage, et de provoquer la prise de nourriture.

Le vagabondage de *C. capitata* est considérable, et des espèces arboricoles où l'Insecte ne peut se reproduire servent souvent de refuge à l'imago. Particulièrement dans les régions chaudes et en période sèche, les mouches paraissent essentiellement guidées par un *hygrotactisme positif*, qui les rassemble dans le feuillage des arbres. Les exsudats d'Hémiptères et les sudations des arbres eux-mêmes paraissent constituer la base de leur alimentation et doivent jouer comme attractifs-alimentaires ou comme rétenteurs.

2° La perfection des actes du comportement de reproduction (comportement sexuel et de ponte) n'est pas liée directement à l'état de maturité des gonades. Autrement dit, *il y a une maturité du comportement de reproduction qui peut précéder, et prolonger, la maturité des gonades.* On peut encore dire que la motivation, ou induction de l'excitabilité sensorielle propre au comportement de reproduction, se développe indépendamment de l'évolution des gonades, probablement sous l'influence directe du complexe cérébral. En particulier la femelle peut effectuer des piqûres de ponte, improprement appelées parfois « piqûres de nutrition », même en l'absence d'œufs mûrs dans les ovaires.

C'est de cette maturité de comportement qu'il est question ci-après.

3° *Le mâle mûr et jeune est attiré très fortement par des substances chimiques particulières, y compris par des produits de synthèse* dont on ne voit pas d'équivalent dans la nature, et particulièrement dans le biotope normal de *C. capitata*. Ces substances provoquent une excitation sexuelle intense des mâles (puis une inhibition d'activité à forte concentration).

4° *La femelle mûre et vierge est attirée à courte distance par une substance chimique volatile émanant du mâle en rut.* Cette substance provoque l'excitation sexuelle de la femelle.

5° *La femelle mûre et vierge présente des réactions analogues en présence des produits chimiques signalés comme actifs sur le mâle.*

6° *Sous l'influence de divers stimulus chimiques ou physiques, la femelle mûre et vierge manifeste le même comportement sexuel que le mâle* avec ses séquences typiques jusqu'à l'assaut sur le partenaire.

Il y a un comportement sexuel fondamental de l'Espèce qui apparaît indépendamment du sexe sous l'influence de stimulus particulièrement puissants, chez des insectes à forte motivation. Ces stimulus peuvent être : un rayonnement énergétique, une brillance du support, ou encore un de ces mêmes produits chimiques déjà cités.

Ce comportement pourrait être considéré comme dérivé d'un comportement agressif (par stéréotypie).

Dans le comportement sexuel normal, en présence du mâle mûr, il y a chez la femelle réceptive, inhibition de ce comportement fondamental, et attitude permettant l'accouplement.

7° *Après l'accouplement, la femelle fécondée ne répond plus aux signaux olfactifs indiqués ci-dessus.* En particulier elle ne répond plus au signal olfactif émis par le mâle.

8° *La femelle mûre, fécondée ou non, est motivée pour la ponte.* Le comportement de ponte est aussi fondamental que le comportement sexuel, et peut apparaître comme action de substitution de ce dernier (chez la femelle vierge).

Dans le comportement de ponte la femelle répond successivement à des signaux qui apparaissent dans l'ordre suivant : attraction vers les fruits, en réponse à des signaux olfactifs à grande distance, et optiques à courte distance; choix de l'emplacement de ponte sous l'action de stimulus et signaux multiples (éclairement, forme du fruit, signaux olfactifs).

Le schéma très général du comportement de reproduction chez *C. capitata* pourrait alors être tracé comme suit :

I. Il y a convergence des mâles et des femelles murs vers un même biotope.

Ce biotope est d'abord l'arbre, mais paraît plus précisément encore être *le fruit*.

Le signal agissant à distance lointaine serait olfactif.

a) En ce qui concerne les mâles, la nature du signal olfactif paraît curieusement s'étendre à des produits chimiques non présents dans le

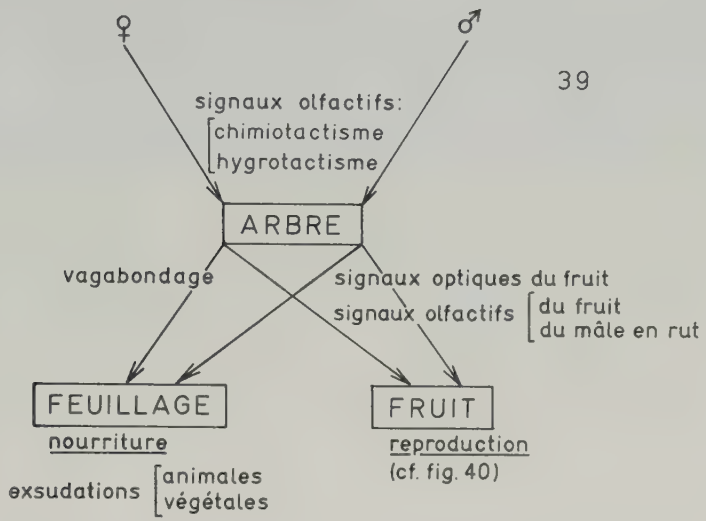


FIG. 39. — Schéma simplifié du comportement d'ensemble. Première partie.

biotope normal de l'Insecte (essence d'angélique, huile de paraffine, produits de synthèse). Il ne faut pas oublier cependant que l'essence de citronnelle présente le même pouvoir, et que certaines réactions d'excitation et d'inhibition présentées par les mâles sur des écorces de fruits rappellent celles présentées sous l'action des substances chimiques

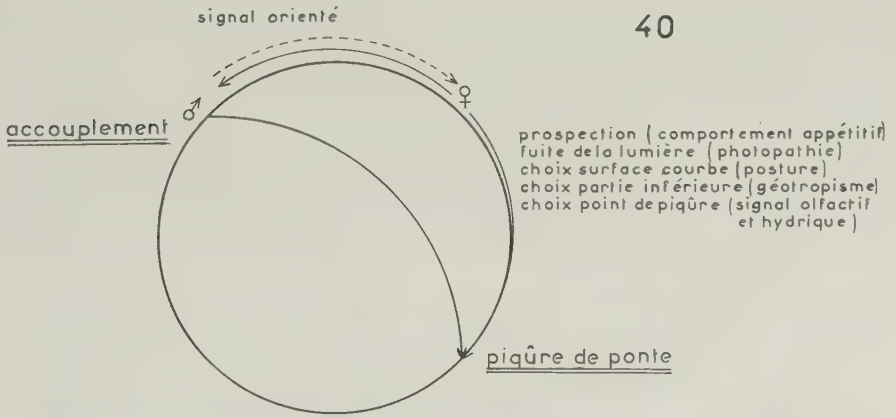


FIG. 40. — Schéma simplifié du comportement d'ensemble. Deuxième partie.

attractives. On doit admettre que les produits chimiques étrangers au biotope (y compris l'essence d'angélique), représentent des leurres particulièrement efficaces, par une analogie qui échappe actuellement à l'analyse.

b) Pour les femelles mûres, même non fécondées, la motivation pour la ponte induit probablement et principalement la réponse au signal olfactif émis par les fruits.

Le signal agissant à courte distance est surtout d'ordre optique. Nous avons mis en évidence cette importance du signal optique que constitue le fruit tant dans le comportement de ponte que dans le comportement sexuel. Dans la nature, nous avons assisté au déroulement du comportement de ponte sur un fruit, et vu par ailleurs souvent des insectes accouplés sur les fruits. En cage, un fruit artificiel,comme nous l'avons vu, s'il possède certaines qualités optiques, est le siège d'une intense activité sexuelle.

II. Un signal olfactif émis par le mâle attire la femelle a courte distance.

A l'approche de la femelle, qui constitue alors pour le mâle un signal optique, le signal olfactif émis par le mâle devient, combiné avec une vibration intense des ailes, un signal orienté qui conduit la femelle jusqu'au mâle. L'accouplement se réalise, favorisé encore par une attitude réceptive de la femelle peut-être liée à une excitation olfactive intense.

Les signaux olfactifs artificiels actifs sur le mâle ont sur la femelle une action analogue à celle du signal émis par le mâle.

III. La femelle fécondée ne répond plus a l'attractif mâle, mais seulement aux signaux correspondant au comportement de ponte.

Elle ne répond également plus aux signaux olfactifs artificiels, ce qui conduit à penser qu'il y a pour *C. capitata* une analogie entre ces signaux artificiels et celui émis par le mâle. Faut-il alors imaginer que le signal émis par le mâle, celui ou ceux émis par les fruits, et ceux constitués par un certain groupe de substances dont certaines parfaitement artificielles, forment tous une même famille dont le caractère commun est de déclencher le fonctionnement de la chaîne nerveuse du comportement sexuel? Une telle conjoncture d'évocateurs paraît surprenante, et l'insuffisance d'informations ne permet pas actuellement de pousser plus avant cette hypothèse.

Nous avons conscience de ce que ce schéma, et l'ensemble de nos conclusions ne répondent donc pas de façon très satisfaisante à la contradiction apparaissant dans le comportement de reproduction de *C. capitata*, à savoir : d'une part l'attraction chimique de la femelle par le mâle (à courte distance); d'autre part l'attraction extraordinairement forte du mâle par certains produits chimiques, surtout au début

de sa maturité sexuelle. Il nous manque dans l'ensemble des faits un chaînon qu'il faudra peut-être rechercher dans une étude plus systématique de l'émission odorante du mâle. Nous avons cependant le sentiment d'avoir cerné ce problème, de l'avoir mieux mis à sa place en apportant une optique nouvelle. Mais un champ d'investigation assez large reste ouvert, surtout si l'on se rappelle, comme nous l'avons souligné dans la première partie de ce travail, que des comportements très comparables se rencontrent chez diverses *Trypetidae*, et particulièrement chez celles appartenant au groupe des « Mouches des fruits ».

CONCLUSIONS. — L'INSTINCT DE REPRODUCTION

Nous avons éclairci quelques points du comportement de *C. capitata*. Comment, dans quelle mesure ces données s'inscrivent dans les problèmes généraux concernant la biologie des insectes et la science du comportement? Il est peut-être intéressant en particulier de chercher à montrer, par quelques exemples choisis dans nos résultats, pourquoi l'ensemble de ce comportement peut être qualifié d'instinctif.

La notion d'*instinct* a fini par se dégager, surtout depuis une quinzaine d'années, avec assez d'évidence aux yeux des psychophysiologistes, en comblant le vide qui existait entre les réflexes et les tropismes d'une part, et d'autre part les comportements adaptatifs suffisamment évolués pour que l'on y discerne une apparition de l'intelligence. Piéron, Grassé, Tinbergen, Viaud ont donné de l'instinct des définitions convergentes et complémentaires les unes des autres. Nous nous proposons ici de reprendre, sur l'exemple du comportement de *C. capitata*, les caractéristiques fondamentales des trois niveaux de complexité psychique que représentent le réflexe, le tropisme et l'instinct.

1° Un acte réflexe.

Nous en trouvons un exemple dans les facteurs d'inhibition de la ponte : une surface humide déclenche le réflexe de succion, et la ponte ne peut avoir lieu que sur une surface sèche. Ce réflexe de succion est déclenché par une perception soit des tarses, soit des palpes labiaux, quel que soit l'état de maturité ou de fécondité de l'Insecte. Les objectivistes diraient qu'il s'agit d'un fonctionnement du mécanisme nerveux situé au niveau le plus bas.

2° Un tropisme strict.

Nous le trouvons dans la réaction de *C. capitata* à la lumière, examinée à propos du choix de l'emplacement de ponte sur un fruit. Nous montrons que *C. capitata* répond, comme la plupart des insectes, à un phototactisme positif envers une source lumineuse; mais qu'une réaction d'évitement se manifeste, une photopathie selon l'expression

féconde de VIAUD ; cette photopathie paraît accentuée dans la recherche du lieu de ponte.

Nous pouvons alors préciser ici une terminologie un peu délicate ; la lumière agit comme un *stimulus*, en augmentant, comme la chaleur, l'activité générale de l'Insecte. La source lumineuse comme *stimulus-agent* détermine des réactions tropistiques. Le fruit éclairé, devient par contre, par ses qualités optiques, un *signal* donnant lieu à une réaction perceptive des mouches motivées pour la reproduction.

On pourrait être tenté aussi de rapporter aux tropismes l'attraction assez extraordinaire des mâles vers certaines substances odorantes. Mais nous avons assez montré la complexité de cette action, sa relativité à l'état sexuel du mâle, son action sur la femelle, pour pouvoir la rattacher dans son ensemble aux réactions instinctives. Nous n'oublierons pas cependant, comme le signale VIAUD (1954) que « *dans le détail des faits, il est souvent très difficile de dire ce qui revient aux tropismes ou aux pathies, et ce qui revient à des réactions perceptives. Ceci est vrai surtout pour les réponses à des stimuli-chimiques* ». C'est ainsi que nous avons pu employer un langage tropistique pour caractériser la réaction d'une femelle à l'appel orienté du mâle. Les notions de tropisme et cinèse, et du tactisme en résultant, restent toujours valables et utiles, dans leurs sens stricts, pour expliquer certains détails des comportements instinctifs.

3° LES CARACTÉRISTIQUES D'UN INSTINCT.

Il n'est pas question de reprendre ici l'analyse détaillée d'un instinct en tant que tel, ce qui nous entraînerait dans une étude complémentaire assez délicate de ce travail. Notre propos est seulement de situer dans le comportement que nous avons étudié les caractéristiques les plus communément reconnues à un comportement instinctif.

L'*innéité* est un caractère de base, qui ne peut se discuter dans le cas qui nous intéresse.

La *spécificité* est inscrite dans tout ce comportement sauf pour les réactions phototropiques qui précisément sont à distinguer du comportement instinctif. Il faut également retenir les analogies qui existent entre le comportement de *C. capitata* et celui d'autres *Trypetidae ;* une étude comparative du comportement dans cette famille de Diptères serait intéressante à poursuivre.

La *perfection d'emblée* et sans apprentissage est soulignée particulièrement par PIÉRON et GRASSÉ. Elle n'est pas contradictoire avec un fait que nous avons signalé, qui est le perfectionnement progressif de l'acte de ponte, lequel apparaît tout d'abord sous forme d'ébauches ; ce perfectionnement, comme la manifestation d'ébauches du comportement sexuel chez des individus jeunes et dans certaines conditions, correspond certainement à une organisation progressive du système nerveux correspondant. Cette maturation des comportements sexuel

et de ponte ne paraît d'ailleurs pas liée directement au développement des gonades.

Le *déterminisme interne* ou *motivation* est la caractéristique la plus fondamentale d'un comportement instinctif. Elle implique que tout acte de l'Insecte (réflexes et tropismes mis à part) est exécuté relativement à un besoin ou à une tendance. Cette motivation ouvre la perception de l'Insecte, parmi tout son environnement, à certains signaux seulement, ou groupes de signaux.

Nous en avons vu de nombreux exemples, puisque notre analyse était basée sur ces notions même de motivation et de signaux. Comment cependant faut-il considérer les réactions aberrantes des mâles et des femelles de *C. capitata*, sous l'action olfactive de certains produits? Nous savons que ces produits n'agissent que sur des insectes possédant une maturité suffisante de la chaîne nerveuse du comportement sexuel; mais cela ne suffit pas à constituer une motivation. Ces produits constituent-ils un signal ou tout au moins des leurres efficaces d'un certain signal? Leur action brutale, cette mise en évidence d'un comportement sexuel fondamental de l'Espèce, commun au mâle et à la femelle, conduit à leur donner une place toute particulière; nous nous trouvons en présence d'une famille de produits comprenant certaines essences naturelles (dont des essences fruitières), certains produits de synthèse, et l'odeur émise par le mâle en rut; donner à cette famille le nom d' « hormones olfactives » ne serait probablement pas correct. Nous nous contenterons donc de les considérer comme des excitants très particuliers du fonctionnement sexuel de *C. capitata*, des aphrodisiaques puissants dont le mode d'action mériterait une étude approfondie.

Les *comportements adaptatifs* constituent la limite supérieure de l'instinct, celle où l'on voit l'Insecte réagir devant une situation inhabituelle par une adaptation particulière et généralement non prévisible. Chez *C. capitata*, insecte relativement peu évolué, on ne peut s'attendre à des comportements adaptatifs nets. Peut-être cependant pourrait-on percevoir un tel comportement dans l'essai d'utilisation pour la ponte d'un trou déjà existant dans l'épicarpe du fruit. Ce comportement va dans le sens d'une recherche du moindre effort (suppression du travail de perforation) qui se retrouve dans d'autres comportements d'insectes. Il y a perception par la mouche d'une situation particulière, et essai d'utilisation de cette situation, par une coordination apparemment difficile entre une perception olfactive (palpes probablement), et le placement de la tarière au point perçu. Dans la succession des actes du comportement de reproduction de *C. capitata*, c'est le seul moment où l'observateur a l'impression que la « mécanique » est prise en défaut, et qu'un problème se pose que l'Insecte doit résoudre avec une organisation nerveuse insuffisamment parfaite; il ne réussit souvent pas malgré plusieurs tentatives.

Nous avons finalement découpé le comportement de *C. capitata*

en tronçons, dont chacun d'eux paraît encore très complexe et pourrait faire l'objet d'analyse plus poussée. Dans chacun de ces tronçons, nous assistons à un acte consommatoire qui est la libération d'une impulsion sous l'action d'un signal approprié. De tronçons en tronçons, le comportement de l'Insecte progresse vers l'accomplissement de cette fonction fondamentale qu'est la reproduction. Or, comme le souligne LORENZ (cité par VIAUD, 1959) « *Les animaux n'éprouvent aucunement le besoin de la réussite biologique de leur comportement ; ils éprouvent seulement le besoin d'accomplir une action ou une suite d'actions données. C'est un des critères fondamentaux du comportement instinctif* ». Cette *réussite biologique*, en définitive, n'est-elle pas pourtant à nos yeux le résultat le plus extraordinaire de cette somme d' « activité aveugle » selon l'expression de FABRE (*). Ne peut-on alors penser que l'Instinct, au sens le plus large du terme est une caractéristique fondamentale de la Vie?

RÉSUMÉ

L'accouplement, puis la ponte, constituent l'aboutissement d'une série de réponses de l'Insecte à des signaux émanant soit du partenaire, soit du fruit. C'est une étude détaillée de ces signaux et de leur signification qui est abordée ici, suivie d'un essai de synthèse du comportement d'ensemble.

I. LE COMPORTEMENT SEXUEL.

1. Les données connues du comportement sexuel chez les Insectes, et plus particulièrement chez les Diptères, sont résumées. C'est généralement la femelle qui attire le mâle par un signal chimique; les cas inverses sont rares et mal caractérisés. Chez les *Trypetidae*, plusieurs cas d'attraction par vibration des ailes chez le mâle sont signalés.

2. Le comportement sexuel de *C. capitata* est décrit dans son ensemble, et décomposé en séquences. La caractéristique la plus originale est le fait que le mâle reste immobile, et que c'est la femelle qui est attirée et vient jusqu'au mâle.

3. L'étude de la motivation montre que les manifestations de l'activité sexuelle ne sont pas directement liées au développement des gonades, et peuvent précéder la maturité de ces dernières.

4. L'activité sexuelle est favorisée par certains facteurs d'ambiance : luminosité, qualités optiques du support, certains produits olfactifs.

5. Le mâle mûr et jeune est attiré très fortement par des substances chimiques particulières, y compris par des produits de synthèse dont on ne voit pas d'équivalent dans la nature. Ces substances provoquent une excitation sexuelle intense des mâles.

6. La femelle mûre et vierge est attirée à courte distance par une substance chimique volatile émanant du mâle en rut (à partir d'une ampoule anale érectile). Cette substance provoque l'excitation sexuelle de la femelle.

7. La femelle mûre et vierge présente des réactions analogues en présence des produits chimiques signalés comme actifs sur les mâles.

(*) « L'instinct est une activité innée, spécifique, immuable, spéciale et aveugle. » Définition célèbre et classique de J. H. FABRE.

8. Sous l'influence de divers stimulus chimiques ou physiques, la femelle mûre et vierge manifeste le même comportement sexuel que le mâle avec ses séquences typiques jusqu'à l'assaut sur le partenaire.

Il apparaît donc un comportement sexuel fondamental de l'Espèce, peut-être dérivé d'un comportement agressif, et normalement inhibé chez la femelle.

9. La femelle fécondée ne répond plus à l'attractif mâle ni aux signaux olfactifs artificiels.

10. La piqûre de ponte apparaît parfois au cours de l'excitation sexuelle comme une activité de substitution typique.

II. LE COMPORTEMENT DE PONTE.

1. Le comportement d'ensemble est décrit et décomposé en séquences.

2. L'étude de la motivation montre que le comportement de ponte peut se manifester avant la maturité des ovaires et après leur régression. La maturité du comportement de ponte n'est donc pas liée à celle des ovaires.

3. Le vol orienté vers le fruit est sous l'influence de signaux lointains d'ordre olfactif, et à courte distance d'ordre optique.

4. L'exploration sur le fruit constitue un comportement appétitif guidé par plusieurs stimulus et signaux.

5. La luminosité favorise l'activité de ponte, mais la femelle, en présence d'une source lumineuse de 2 500 lux, choisit la partie ombrée (50 lux) pour pondre. C'est une réaction d'évitement, ou photopathique.

6. La femelle choisit les surfaces courbes de préférence aux surfaces planes (réflexe de posture).

7. La partie inférieure d'un fruit est préférée à la partie supérieure (position dans l'espace, ou géotropisme).

8. La qualité optique du fruit, brillance plutôt que couleur, favorise plus ou moins la ponte.

9. Le réflexe de piqûre en un point précis est déterminé essentiellement par la perception, au moyen de la trompe, d'une saturation sous-jacente en vapeur d'eau.

10. L'utilisation pour pondre de trous déjà existants est cherchée par la femelle, mais la difficulté de la réussite marque la limite du psychisme de l'Insecte.

11. Le nombre d'œufs déposés est constant en moyenne, et indépendant des facteurs externes.

12. Après dépôt des œufs, il y a retournement de la femelle et reprise de contact du trou avec la trompe, puis une curieuse « danse » sur la surface du fruit, correspondant peut-être à un séchage de la tarière.

III. ESSAI DE SYNTHÈSE GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS.

Les différentes séquences analysées sont reprises et un essai est fait de les replacer dans le comportement d'ensemble de reproduction, pour tenter d'expliquer, de façon schématique, ce qui se passe dans les conditions naturelles. Les caractéristiques du comportement de reproduction en tant que comportement instinctif sont dégagées.

SUMMARY

Mating, then laying, constitute the outcome of a succession of responses by the Insect to signals emitted by the partner or the fruit. We study in detail in this paper these signals and their signification, followed by an attempt to synthetize the general behaviour.

I. Sexual behaviour.

1. The known data concerning the sexual behaviour of Insects, and particulary that of *Diptera* are summarized. Commonly it is the female that attracts the male by a chemical signal; the opposite very seldom occurs and has not been well characterised. Many cases where the male attracts the female by vibration of wings are noted in *Trypetidae*.

2. The sexual behaviour of *C. capitata* is described as a whole and divided into sequences. The most original characteristic is the fact that the male does not move; he stays motionless and it is the female that is attracted and comes to the male.

3. The study of motivation shows that the manifestations of sexual activity are not directly bound to development of gonads and may precede their maturity.

4. Some factors of the environment favour sexual activity : lighting, optical qualities of the surface, some olfactory products.

5. The young mature male is strongly attracted by some particular chemicals, including synthetic ones of which we don't know equivalent in nature. These chemicals induce an intense sexual reaction in the males.

6. The mature virgin female is attracted at a short distance by a volatile chemical emanating from the rutting male (from an erectile anal ampule). This chemical induces sexual excitation in the female.

7. The mature virgin female presents analogous reactions to the chemicals acting on the male.

8. The mature virgin female has the same sexual behaviour as the male under the influence of various chemical or physical stimulus, with the typical sequences up to the assault on the partner.

Therefore appears a fundamental sexual behaviour of the Species, which may derive from an aggressive behaviour normally inhibited in the female.

9. The impregnated female gives no more response to the attraction of the male as well to artificial olfactive signals.

10. The laying pricking may be seen sometimes during sexual excitation like a typical displacement activity.

II. The laying behaviour.

1. General behaviour is described and divided into sequences.

2. Study of motivation shows that laying behaviour can take place before ovaries maturity and after their regression. Therefore the maturity of laying behaviour does not depend upon the maturity of ovaries.

3. The flight towards the fruit is under control of far olfactive signals and, at short distance, of optical signals.

4. Exploration of the fruit constitute an appetitive reaction led by several stimulus and signals.

5. Luminosity favours laying activity; however a female under a light source of 2,500 lux will choose the shady part (50 lux) for laying; this is an avoiding or photopathic reaction.

6. The female will choose curved surfaces rather than flat ones (posture reflex).

7. The underside of the fruit is prefered to the upside (position in space or geotropism).

8. The optical quality of the fruit, brilliancy rather than colour, favours more or less laying.

9. The reflex of puncturing in one particular spot is essentially due to perception, by means of the probe, of an underlaying water vapor saturation.

10. The female tries to lay in already existing holes, but the difficulty she has in succeeding to do so gives us the limit of the psychism of the insect.

11. The number of eggs laid is constant in average, and not affected by external factors.

12. After egg laying, the female turns over, and contacts again the hole with probe; then she executes a curious « dance » on the fruit, perhaps linked to the drying of the ovipositor.

III. AN ATTEMPT OF GENERAL SYNTHESIS AND CONCLUSIONS.

The different sequences analysed are examined again and an attempt is made to place them in the general reproduction behaviour in order to explain schematically what happens in the nature. The characteristics of the reproduction behaviour as an instinctive behaviour are pointed out.

BIBLIOGRAPHIE

ALLMAN, S. L. — 1939. The Queensland Fruit Fly. Observations on breeding and development. — *Agric. Gaz. N.S.W.*, 50, 499-501, 547-549.

BACK, E. A. & C. E. PEMBERTON. — 1917. The melon fly in Hawaï. — *Dept. Bull. U. S. Dep. Agric.*, 491, 64 p.

— 1918. The Mediterranean Fruit Fly. — *U.S. Dept. Agric. Bull., Wash. D.C.*, 640, 43 p.

BAKER, A. C., W. E. STONE, C. C. PLUMMER & M. Mc PHAIL. — 1944. A review of studies on the mexican fruit fly and related mexican species. — *U.S. Dept. Agr. Misc.*, N° 531, 155 p.

BALACHOWSKY, A. — 1950a. Sur l'origine de la Mouche des fruits *Ceratitis capitata* WIED. — *C. R. Acad. Agr. France*, **36** (9), 359-362.

— 1950b. La Mouche des fruits est-elle originaire de l'Afrique tropicale? — *Fruits d'O.-M.*, **5** (9), 319-325.

BARNES, M. M. & H. T. OSBORN. — 1958. Attractants for the walnut husk fly. — *J. econ. Ent.*, **51** (5), 686-689.

BARTHEL, W. F., N. GREEN, I. KEISER & L. F. STEINER. — 1957. Anisylacetone, synthetic attractant for male Melon fly. — *Science*, 3275, 654.

BASTOCK, M. & A. MANNING. — 1955. The courtship of *Drosophila melanogaster*. — *Behaviour*, **8** (2-3), 85-111.

BAUMHOVER, A. H. et *coll.* — 1955. Screw-worm control through release of sterilized flies. — *J. econ. Ent.*, **48** (4), 462-466.

BENOIT, J. — 1954. Etats physiologiques et instinct de reproduction chez les oiseaux. — *L'instinct. Colloque Int. Masson édit.*, Paris, 177-260.

BEROZA, M., N. GREEN & S. I. GERTLER. — 1959. 136*th Meetings Amer. Chem. Soc., Atlantic City, N. J. Abstracts of papers*, 34 A.

BEROZA, M. ,B. H. ALEXANDER, L. F. STEINER, W. C. MITCHELL & D. K. MIYASHITA. — 1960. New synthetic lures for the male melon fly. — *Science*, **131**, 1044.

BOUNOURE, L. — 1956. L'instinct sexuel. — *Paris P. U. F.*, 1 vol., 239 p.

BOYCE, A. M. — 1934. Bionomics of the walnut husk fly *Rhagoletis completa* CRESSON. — *Hilgardia*, **8**, 363-579.

BROWNE, L. B. — 1957a. The effect of light on the mating behaviour of the Queensland fruit fly *Strumeta tryoni* FROGG. — *Austral. J. Zool.*, **5** (2), 145-158.

— 1957b. An investigation of the low frequency of mating of the Queensland fruit fly *Strumeta tryoni* FROGG. — *Austral. J. Zool.*, **5** (2), 159-163.

BURDETTE, R. C. — 1930. The effect of talc on the oviposition of a Trypetid. — *J. econ. Ent.*, **23** (1), 260-265.

BUSHLAND, R. C., A. W. LINDQUIST & E. F. KNIPLING. — 1955. Eradication of screw-worms through release of sterilized males. — *Science*, **122** (3163), 287-288.

BUSNEL, R. G. — 1954. Colloque sur l'acoustique des Orthoptères. — 1 vol. 448 p.

CHAUVIN, R. — 1956. Physiologie de l'Insecte. — 1 vol., 917 p.

Cherian, M. C. & C. V. Sundaram. — 1939. *Indian J. Agr. Sci.*, **9**, 127-131.

Christenson, L. D., S. Maeda & J. R. Holloway. — 1956. Substitution of dehydrated for fresh carrots in medium for rearing fruit flies. — *J. econ. Ent.*, **49** (1), 135-136.

Christenson, L. D. & R. H. Foote. — 1960. Biology of fruit flies. — *Ann. Rev. Ent.*, **5**, 171-192.

Colloque international sur l'instinct. — 1954. L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme. — *Masson édit.*, Paris, 1 vol., 796 p.

Costantino, G. — 1930. Contributo alla conoscenza della mosca della frutta. — *Bull. Lab. Zool, gen. Agric. R. sc. sup. agric., Portici*, **23**, 237-322.

Crane, J. — 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family *Heliconiidae* changing social patterns and irrelevant actions. — *Zoologica*, **42** (11-14), 135-145.

Currie, G. A. — 1932. Oviposition stimuli of the burr-seed fly, *Euaresta aequalis* loew. (*Dipt. Tryp.*). — *Bull. ent. Res.*, **23**, 191-203.

Deduit, Y. — 1957. Etudes sur la ponte par autogénèse des Culicides. II. Données numériques sur l'acte de ponte chez la femelle fécondée de *Culex pipiens autogenicus* roubaud. — *C. R. Soc. Biol.*, **151** (5), 974-977.

Dethier, V. G. — 1947. Chemical insect attractants and repellents. — *Blakiston, Phila.*, 1 vol., 289 p.

Dingler, M. — 1934. Die Spargelfliege (*Platyparea poeciloptera* sch.). — *Arb. physiol. angew. Ent.*, **1**, 131-162, 185-217.

Dufay, C. — 1957. Sur l'attraction sexuelle chez *Lasiocampa quercus* l. (*Lep. Lasiocampidae*). — *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **62** (3-4), 61-64.

Faber, A. — 1953. Laut - und Gebärdensprache bei Insekten, *Orthoptera* (Geradflüger). — *Teil I Staatl. Museum für Naturkunde*, Stuttgart, 198 p.

Féron, M. — 1952. Observation sur le parasitisme de *Ceratitis capitata* wied. dans le Sous marocain. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **31** (2), 99-102.

— 1957. Le comportement de ponte de *Ceratitis capitata* wied. Influence de la lumière. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **36** (3), 127-143.

— 1958. Mise en évidence d'un stimulus significatif dans le comportement de ponte de *Ceratitis capitata* wied. (*Dipt. Trypetidae*). — *C. R. Acad. Sci.*, **246**, 1590-1592.

— 1959. Attraction chimique du mâle de *Ceratitis capitata* wied. (*Dipt. Trypetidae*) pour la femelle. — *C. R. Acad. Sci.*, **248**, 2403-2404.

— 1960. Bipotentialité de comportement mâle et femelle chez un Insecte, *Ceratitis capitata* wied. (*Dipt. Trypetidae*). — *C. R. Acad. Sci.*, **250**, 2067-2069.

— 1960. L'appel sonore du mâle dans le comportement sexuel de *Dacus oleae* gmel. — *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **65**, 139-143.

Féron, M., P. Delanoue & F. Soria. — 1958. L'élevage massif artificiel de *Ceratitis capitata* wied. — *Entomophaga*, **3** (1), 45-53.

Féron, M. & K. Sacantanis. — 1955. L'élevage permanent de *Ceratitis capitata* wied. au laboratoire. — *Ann. Epiph.*, **2**, 201-214.

Féron, M., D. Schvester & G. Guennelon. — 1956. Sur l'origine des attaques de la Mouche Méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* wied. dans la vallée du Rhône. — *C. R. Acad. Agr. France*, **42**, 94-97.

Féron, M. & J. Vidaud. — 1960. La Mouche du Carthame, *Acanthiophilus helianthi* Rossi (*Dipt. Trypetidae*) en France. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. France*, **39** (1), 1-12.

Finney, G. L. — 1956. A fortified carrot medium for mass-culture of the Oriental fruit fly and certain other Tephritids. — *J. econ. Ent.*, **49** (1), 134.

Fletcher, T. B. — 1943. A note on scent-brushes in the *Hepialidae*. — *Ent. Rec.*, **55**, 40-41.

Fraenkel, G. & D. L. Gunn. — 1940. The orientation of animals. — *Oxford Univ. Press.*

Frick, K. E., H. G. Simkover & H. S. Telford. — 1954. Bionomics of the Cherry fruit flies in Eastern Washington (*R. cingulata* loew., *R. fausta* o. s.). — *Wash. Agr. Exp. St. Techn. Bull.*, **13**, 66 p.

FRINGS, H. & M. FRINGS. — 1958. Uses of sounds by insects. — *Annu. Rev. Ent., U.S.A.*, **3**, 87-106.

GERTLER, S. L., L. F. STEINER, W. C. MITCHELL & W. F. BARTHEL. — 1958. Esters of 6-methyl-3 cyclohexane-1-carboxylic acid as attractants for the Mediterranean fruit fly. — *Journ. Agric. Food. Chem.*, **6** (8), 592-593.

GRISON, P. — 1957. Les facteurs du comportement chez l'imago du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* SAY., *Col. Chrysomelidae*). — *Bull. Biol. France Belgique*, suppl. 43, 154 p.

GRISON, P. & M. CHEVALIER. — 1947. Le déterminisme de la ponte chez l'Anthonome du Poirier. — *Bull. Soc. Zool. France*, **72**, 145-151.

GRISON, P., M. FÉRON & K. SACANTANIS. — 1950. Développement de la Mouche des fruits en milieu nutritif synthétique. — *C. R. Acad. Sci.*, **231**, 996-998.

GROSCH, D. S. — 1948. Mating reactions, male *Habrobracon* (*Hymenoptera*). — *Jour. Comp. Physiol. Psychol.*, **41**, 188-195.

GUENNELON, G. & M. FÉRON. — 1958. La réceptivité des pêches aux attaques de *Ceratitis capitata* WIED. dans la vallée du Rhône. — *Ann. Epiph.*, **3**, 357-372.

HAFLIGER, E. — 1953. Das Auswahlvermögen der Kirschenfliege bei der Eiablage (Eine statistiche Studie). — *Mitt. Schweiz. Ent. Gesell.*, **26** (4), 258-264.

HAGEN, K. S. — 1953. Influence of adult nutrition upon the reproduction of three fruit fly species. — 3 d. rep. Control of the Oriental fruit fly (*Dacus dorsalis*). — *Publ. Sen. St. California*, 72-76.

— 1958. Honeydew as an adult fruit fly diet affecting reproduction. — *Proc. 10e Int. Cong. Ent.*, 3, 25-30.

HALL, S. A., N. GREEN & M. BEROZA. — 1957. Insect repellents and attractants. — *Agr. Food. Chem.*, **5** (9), 663-669.

HANNA, A. D. — 1938. Studies on the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* WIED. (*Diptera Trypetidae*). I The structure and operation of the reproductive organs. — *Bull. Soc. Fouad. Ier Ent.*, **22**, 39-59.

HECKER, E. W. — 1956. Isolation and characterization of the sex attractant of the silk worm moth (*Bombyx mori* L.). — *Proc. 10e Int. Cong. Ent.*, 2, 293-294.

HENDEL, F. — 1927. *Trypetidae*, 1 vol. 221 p. Stuttgart.

HOWLETT, F. M. — 1912a. Effect of oil of citronella on two species of *Dacus*. — *Trans. Ent. Soc. Ldn.*, 442-448.

— 1912b. Chemical reactions of fruit flies. — *Bull. ent. Res.*, **6** (3), 297-305.

ILSE, D. — 1949. Colour discrimination in the drone fly *Eristalis tenax*. — *Nature*, **163**, 255-256.

JACOBSON, M., M. BEROZA & W. A. JONES. — 1960. Isolation, identification and synthesis of the sex attractant of gypsy moth *Porthetria dispar*. — *Science*, **132** (3433), 1011-1012.

KELNER-PILLAULT, S. — 1957. Attirance sexuelle chez *Mantis religiosa* (*Orth.*). — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **62** (1-2), 9-11.

KUHN, A. — 1929. Phototropismus und Phototaxis der Tiere. — *In Handbuch der Norm. u. Path. Physiol., Von Bethe*, 12, 17-35.

LABEYRIE, V. — 1957. Observations sur le comportement de ponte de la Mouche du Céleri (*Phylophylla heraclei* L.). — *Ann. Epiph.*, **8** (2), 171-183.

— 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes : I. Influence stimulatrice de l'hôte, *Acrolepia assectella* Z. sur la multiplication d'un Hyménoptère *Ichneumonidae* (*Diadromus* sp.). — *Entomophaga, Mem. H. S.* (1), 193 p.

LANG, C. A. — 1956. The influence of mating on egg production by *Aedes aegypti*. — *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **5** (5), 909-914.

LHOSTE, J. & A. ROCHE. — 1960. Organes odoriférants des mâles de *Ceratitis capitata*. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **65** (7-8), 206-210.

MAEDA, S., K. S. HAGEN & G. L. FINNEY. — 1952. Artificial media and the control of microorganisms in the culture of tephritid larvae (*Diptera : Tephritidae*). — *Hawai Ent. Soc. Proc.*, **15**, 177-185.

Maher, A. — 1957. On the bionomics of *Dacus ciliatus* loew. — *Bull. Soc. ent. Egypte*, **41**, 527-533.

Marchal, P. — 1905. Observations biologiques sur un parasite de la Galéruque de l'Orme, le *Tetrastichus xanthomelaenae* rond. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 64-68.

— 1909. La ponte des *Aphelinus* et l'intérêt individuel dans les actes liés à la conservation de l'espèce. — *C. R. Acad. Sci.*, **148** (18), 1223-1225.

Martelli, G. — 1908. Notizie dietologiche sulla mosca delle olive (*Dacus oleae* gmel.). — *Boll. Lab. Zool. Sen. Agr.*, **2**, 3-11, Portici.

— 1910. Alcune note intorno ai costumi ed ai della Mosca dele Arance *Ceratitis capitata*. — *Boll. Lab. Zool. Sc. Agr. Portici*, **4**, 120-127.

Martin, H. — 1953. Contribution à l'étude de la Mouche des fruits (*Ceratitis capitata* wied.) dans la région d'Alger. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **32** (4), 209-246.

Mayr, E. — 1950. The role of the antennae in the mating behavior of female *Drosophila*. — *Evolution*, **4** (2), 149-154.

McPhail, M. — 1939. Protein lures for fruitflies. — *J. econ. Ent.*, **32** (6), 758-761.

Mell, R. — 1922. Biologie und Systematik der Südchinesischen Sphingiden. — (Berlin, Friedländer).

Monro, J. — 1953. Stridulation in the Queensland fruit-fly (*Dacus* (*Strumeta*) *tryoni* frogg.). — *Aust. J. Sci.*, **16**, 60-62.

Myers, K. — 1952. Oviposition and mating behaviour of the Queensland fruit-fly (*Dacus* (*Strumeta*) *tryoni* frogg.) and the solanum fruit-fly *Dacus* (*Strumeta*) *acuminatus* hering. — *Aust. J. Sci. Res.* (*B.*), *Biol. Sci.*, **5** (2), 264-281.

Ricchello, A. — 1928. Contributo alla conoscenza della mosca del carciofo (*Agromyza andalusica* strobl.) e dei suoi parassiti. — *Boll. Lab. Zool. Portici*, **22**, 81-147.

Richards, O. W. — 1927. Sexual selection and allied problems in the insects. — *Biol. Rev.*, **2**, 298-364.

Richardson, C. H. — 1925. The oviposition response of insects. — *U.S.D.A. Dept. Bull.*, 1324, 17 p., Washington, D. C.

Ripley, L. B. & G. A. Hepburn. — 1931. New chemicals for attracting the fruit fly. — *Fmg. in Sth. Agr. Dept. Agric. Repr.*, 44.

— 1935. Olfactory attractants for male fruit flies. — *Dept. Agric. Sth. Africa*, *Ent. Mon.*, **9**, 3-17.

Rivnay, E. — 1950. The Mediterranean fruit fly in Israel. — *Bull. Ent. Res.*, **41** (2), 321-341.

— 1954. The Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* wied., studies on its toxicants, mass migration and control. — *Ktavim*, **4** (4), 3-38.

Sacantanis, K. — 1951a. Influence de l'humidité sur l'incubation des œufs de la Mouche des fruits, *Ceratitis capitata* wied. — 9e *Congr. Int. Ent. Amsterdam*, 1, 460-464.

— 1951b. L'élevage permanent de *Ceratitis capitata* wied. sur banane. — *C. R. Soc. Biol.*, **145**, 1802-1805.

— 1953. Méthode d'élevage au laboratoire de la Mouche des Olives. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **32** (4), 247-257.

— 1957. La forêt d'Arganier ; le plus grand foyer de *Ceratitis capitata* wied. connu au monde. — *Lab. Ent. Agr.* « *Filippo Silvestri* », B., 15, 1-53.

Séguy, E. — 1934. Diptères (Brachycères). — *Faune de France*, 28, 832 p., Paris.

— 1950. La biologie des Diptères. — 1 vol., 609 p., Paris.

— 1951. *Trypetidae*. — In P. P. Grassé, Traité de Zoologie, *Masson Edit.*, 10, 684.

Severin ,H. H. P. — 1913. Precaution taken and the danger of introducing the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* wied.) into the United States. — *Journ. econ. Ent.*, **6** (1). 68-73.

— 1918. Oils tested to trap *Trypetidae* and *Ortalidae*. — *Mon. Bull. Calif. Stc. Commiss. Hortic.*, **7** (6), 419-423.

Severin, H. H. P. & G. Severin. — 1913. An historical account of the use of kerosene to trap the Mediterranean fruit fly. — *Journ. econ. Ent.*, **6**, 347.

SEVERIN, H. H. P. & H. C. SEVERIN. — 1914a. Relative attractiveness of vegetable, animal an petroleum oils for the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* WIED.). — *Journ. N. Y. Ent. Soc.*, **22** (3), 240-248.

— 1914b. Behaviour of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* WIED.) towards kerosene. — *Journ. Anim. behaviour*, **4** (3), 223-227.

— 1915. Kerosene traps as a means of checking up the effectiveness of a poisoned bait spray to control the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* WIED.) with a record of beneficial insects captured with the kerosene. — *Journ. econ. Ent.*, **8** (3), 329-338.

SHEPHERD, D. R. — 1957. Elimination de la Mouche des fruits en Floride. — *Bull. Phytosan. F.A.O.*, **5** (7), 103-105.

SIMMONDS, H. W. — 1936. Fruit fly investigations. — *Bull. Dep. Agric. Fiji.*, **19**, 18 p.

SPIETH, H. T. — 1952. Mating behaviour within the genus *Drosophila* (*Diptera*). — *Bull. Amer. Mus. Hist. Nat.*, **99** (7), 395-474.

STEINER, L. F. — 1952. Methyl eugenol as an attractant for Oriental fruit fly. — *J. econ. Ent.*, **45** (2), 241-248.

STEINER, L. F., W. C. MITCHELL, NATHAN GREEN & MORTON BEROZA. — 1958. Effect of *cis-trans* isomerism on the potency of an insect attractant. — *J. econ. Ent.*, **51** (6), 921-922.

STEINER, L. F., D. H. MIYASHITA & L. D. CHRISTENSON. — 1957. Angelica oil as Mediterranean fruit fly lures. — *J. econ. Ent.*, **50** (4), 505.

STRIDE, G. O. — 1956. On the courtship behaviour of *Hypolimnas misippus* L. (*Lepidoptera, Nymphalidae*) with notes on the mimetic associations with *Danaus chrysippus* L. (*Lepidoptera, Danaidae*). — *Brit. J. animal Behav.*, **4** (2), 52-68.

— 1957. Investigations into the courtship behaviour of the male of *Hepolimnas missippus* L. (*Lepidoptera, Nymphalidae*) with special reference to the role of visual stimuli. — *Brit. J. animal Behav.*, **5** (4), 153-167.

STURTEVANT, A. H. — 1915. Experiments in sexual recognition and the problem of sexual selection in *Drosophila*. — *J. Anim. Behav.*, **5**, 351-366.

TINBERGEN, N. — 1952. « Derived » activities; their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. — *Quart. Rev. Biol.*, **27**, 1-32.

— 1951-1953. The study of instinct. — *Oxford. Univ. Press. Oxford.* L'étude de l'instinct. — *Payot, Paris*, 308 p.

TINBERGEN, N., B. J. D. MEEUSE, L. K. BOEREMA & W. W. VAROSSIEAU. — 1942. Die Balz der Samtfalters *Eumenis* (*Satyrus*) *semele* (L.). — *Zs. Tierpsychol.*, **5**, 182-226.

VIAUD, G. — 1954. Taxies et tropismes dans le comportement instinctif. — *L'instinct. Colloque Int. Paris, Masson édit.*, 5-43.

— 1959. Les instincts. — 1 vol., *Paris P.U.F.*, 188 p.

VOGEL, G. — 1957. Verhalten physiologische Untersuchungen über die Weibchenbresprung der Stubenfliegen. — Männchens (*Musca domestica*) anslösenden optischen Faktoren. — *Z. Tierpsychol.*, **14** (3), 309-323.

WIGGLESWORTH, V. B. — 1939. The principles of insect physiology. — 1 vol. London, 434 p.

WHITING, F. W. — 1932. Reproductive reactions, sex mosaics, *Habrobracon* (*Hymenoptera*). — *Journ. Comp. Psychol.*, **14**, 345-363.

WIESMANN, R. — 1937. Die orientierung der Kirschfliege, *Rhagoletis cerasi* L., bei der Eiablage (Eine sinnesphysiologische Untersuchung). — *Landw. Sb. Schweiz.*, **51** (10), 1080-1109.

WITHYCOMBE, L. L. — 1922. Notes on the biology of some british *Neuroptera* (*Planipennia*). — *Trans. ent. Soc. Lond.*, 501.

(*I.N.R.A., Station de Zoologie Agricole de Montfavet, Vaucluse*)

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

L'OLFACTION CHEZ LES DIPTÈRES

Vu et approuvé :

Paris, le 2 février 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences

Marc ZAMANSKY.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE.

ACHEVÉ D'IMPRIMER
SUR LES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE NOUVELLE
53, QUAI DE LA SEINE, PARIS
LE 10 AVRIL 1962 - N° 35

Dépôt légal : 2e trim. 1962
N° éditeur : 157 P.